

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

Е 903
К-89

Н. Я. КУЗНЕЦОВ

ОСНОВЫ
ФИЗИОЛОГИИ
НАСЕКОМЫХ

I

Н. Я. КУЗНЕЦОВ

ОСНОВЫ ФИЗИОЛОГИИ НАСЕКОМЫХ

том I

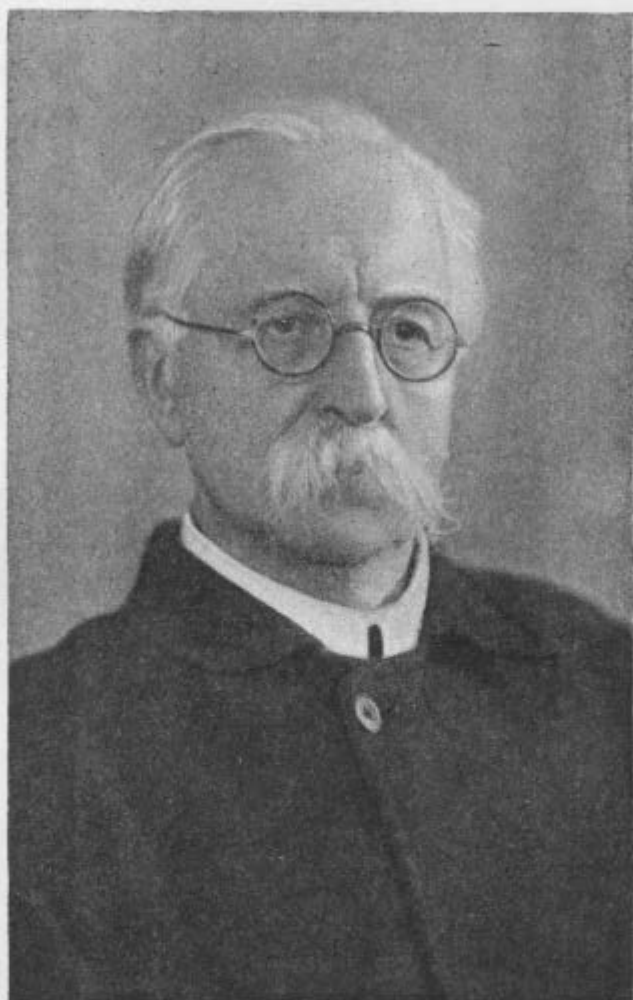


ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА

1948

ЛЕНИНГРАД



*Николай Яковлевич Кузнецов
(1873—1948)*

ПАМЯТИ НИКОЛАЯ ЯКОВЛЕВИЧА КУЗНЕЦОВА

Первый том труда профессора, доктора биологических наук Н. Я. Кузнецова «Основы физиологии насекомых» выходит, к глубокому прискорбию, в качестве посмертного издания. Николай Яковлевич скончался на 75-м году жизни 8 апреля 1948 г. после тяжелой болезни; 43 года он проработал в Зоологическом институте (ранее — Зоологическом музее) Академии Наук СССР, где занимал должность заведующего лабораторией по чешуекрылым.

Николай Яковлевич родился 11/23 мая 1873 г. в Петербурге в семье младшего железнодорожного служащего. Получив среднее образование в Псковской гимназии, Николай Яковлевич поступил в 1891 г. в Петербургский университет на Естественно-историческое отделение Физико-математического факультета. Еще студентом он стал заниматься зоологией у проф. Шимкевича и физиологией у проф. Н. Введенского; с 1893 г. приватно начал работать в Зоологическом музее Академии Наук (ныне Зоологический институт), с которым остался связанным на всю жизнь. Трудовую деятельность он начал с должности лаборанта при кафедре физиологии проф. Н. Введенского. С 1918 г. Николай Яковлевич становится доцентом и затем профессором университета, а за год до этого — старшим зоологом Зоологического музея Академии Наук.

Николай Яковлевич достиг положения ученого с крупным мировым именем. Его специальностью была энтомология и сравнительная физиология. Уделяя особое внимание изучению систематики и филогении чешуекрылых, Николай Яковлевич дал также блестящие работы по фауне евразийской Арктики и ее происхождению, по зоогеографии, морфологии и химизму крылового рисунка, по морфологии чешуекрылых и по многим другим вопросам. Особое внимание привлекают его исследования по палеонтологии чешуекрылых и, в частности, палеофауны прибалтийского янтаря, — такая работа по плечу только крупнейшему исследователю. Ряд основных работ Николая Яковлевича стал классическим. Огромная эрудиция нашла себе яркое выражение в последнем, классическом труде многих лет его жизни — «Основы физиологии насекомых». Это — поистине уникальное произведение.

Он стяжал себе большую известность и как критик научных сочинений; разбор их отличался строгой логикой и обширными сравнительными

обсуждениями разбираемых вопросов. В своих заключениях по диссертациям он сочетал справедливую критику недостатков с умением оценить по достоинству ту или иную работу.

Велик был труд Николая Яковлевича как редактора изданий Русского энтомологического общества, журнала «Защита Растений» и многих других изданий. Его руководства, учебники и многие научные работы являются настольными книгами; имя его и его ученые труды известны каждому энтомологу и биологу нашей Родины.

Своей обширной работой в энциклопедиях он способствовал популяризации зоологических знаний в самых широких кругах общества. Николай Яковлевич был примером служения науке. Работая в стенах своего кабинета, он ощущал биение пульса общественной жизни, стремление нового поколения советских людей к знанию, к науке, дабы использовать эти мощные рычаги в практике социалистического строительства. Николай Яковлевич отвечал на этот зов новой жизни; свою многостороннюю научную деятельность он неизменно сочетал с пропагандой энтомологических знаний, которые так необходимы для практики развития народного хозяйства страны, удовлетворения требований науки советского здравоохранения и для задач поднятия животноводства. Интересы глубокого и мудрого теоретика науки сочетались у него с заботой по обеспечению применения научных достижений в жизни нашей великой Родины.

Первый том его «Основ физиологии насекомых» предлагается вниманию читателей. Энтомология давно стала специальностью, привлекающей к себе, пожалуй, наибольшее количество последователей. Это и понятно; огромное преобладание насекомых в видовом отношении над всеми остальными животными организмами, весьма широкое распространение их на земле, исключительное разнообразие в биологическом и экологическом отношениях, чрезвычайное значение насекомых как вредителей сельского хозяйства, лесоводства, животноводства и здоровья человека, безусловно важное значение многих насекомых как опылителей, прямая и косвенная польза, приносимая различными насекомыми человеку, — все это издавна привлекало внимание работников науки и практики к энтомологии как специальности. Исключительного обилия достигла литература по систематике, биологии и по методам борьбы с насекомыми; по этим вопросам имеется много сводок, монографий, руководств, учебников. Нельзя ограничиться морфолого-систематическим и биологическим изучением насекомых, хотя оно и является первоосновой. Наряду с формой необходимо изучение функций. В связи с этим наросла литература по физиологии насекомых, в которой освещались вопросы нормальной работы различных органов и проявление функций всего организма насекомых; к этой же категории примыкали и исследования по токсикологии в целях изыскания ядовитых для насекомых веществ, которые могли бы быть применены для массовой борьбы с вредителями.

Литература этого рода весьма разбросана; давно уже назрела потребность в ее собирании и обобщении; но это дело по плечу лишь человеку, в котором соревнуются друг с другом обширная эрудиция, исключительная

целеустремленность в работе, глубокое понимание ее целей, неиссякаемая любовь к своей специальности, литературно-критический талант и твердая воля к действию. Таким человеком и оказался Николай Яковлевич.

Около пятнадцати лет им было затрачено на кропотливое собирание литературы и на ее обработку. «Основы физиологии насекомых» являются капитальным трудом, для использования которого требуется зоологическая и общепфизиологическая подготовка. Эта книга не имеет себе равной или близко сходной в зарубежной печати. В ней отражено состояние вопроса по различным разделам физиологии насекомых по работам русских и зарубежных исследователей. Пропорция соотношений русских и зарубежных работ отражает степень изученности того или другого вопроса и указывает на более «узкие места», которые требуют к себе внимания. Николай Яковлевич стремился к предельной полноте собирания литературы, и всякий, пользующийся его книгой, будет ему благодарен за чрезвычайное облегчение работы, исходная основа для которой оказывается собранной и опубликованной в «Основах физиологии насекомых». Несомненно, что непревзойденный труд Николая Яковлевича даст мощный толчок к развитию физиологии насекомых, отстающей в данное время от других направлений в их изучении. Заботу о выпуске этой книги в свет взял на себя проф. Б. Н. Шванвич.

Акад. *Е. Н. Павловский*

2 декабря 1948 г.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Потребность в руководстве по физиологии насекомых, более или менее обширном и сводного характера, существует в широких кругах — педагогических, исследовательских и производственных, ибо за последние десятилетия изучение энтомологии все более углубляется и переходит на почву экспериментального исследования, а приложения ее многосторонне расширяются в разных областях государственного хозяйства, особенно в агрономии, медицине и санитарии. Между тем сводки уже накопленных сведений по энтомофизиологии, сводки, которая удовлетворяла бы этой потребности, в русской литературе не было, да и для иностранной можно указать только одну, вышедшую лишь в 1939 г. (Wigglesworth) в виде весьма компактного руководства. Нет также и учебников или курсов по энтомофизиологии, если не считать моего, с сотрудниками, очень краткого курса, вышедшего в 1931 г., а также переведенного мною очень краткого введения в эту область (Wigglesworth). В руководствах же по общей энтомологии главы по физиологии либо совсем отсутствуют, либо отрывочные физиологические сведения рассыпаны среди анатомо-гистологического текста.

Физиология насекомых ныне стоит лишь на пороге своего развития, хотя и находится в периоде весьма энергичного накопления фактов и построения эксперимента, по технике подходящего к обычно малым размерам насекомого как объекта. Во многих своих частях она еще не вышла из стадии физиологии элементарной и лишь описательной, и поэтому в ней нет ни одного отдела, который не требовал бы дальнейшего углубления при помощи непрестанно совершенствующихся методов исследования.

Накопление фактов и искание методов естественно и почти всегда идет по аналогии с данными, уже добытыми на издавна испытанных лабораторных животных, почти исключительно на позвоночных. Такое руководство аналогией, с одной стороны, неизбежно, с другой, — представляет некоторую опасность, ибо накладывает на исследователя односторонность суждения и суживает горизонт исканий. Опасность аналогии возрастает особенно вследствие общеизвестной малой осведомленности энтомологов в физиологии и еще большего незнания физиологами энтомологии с ее несметным богатством форм и проявлений жизни. Многие главы физиологии насекомых содержат пока лишь подтверждение тех фактов, которые

уже обнаружены и обсуждены на других, в подавляющем большинстве случаев лабораторных животных; но это признание не исключает наличия своеобразия деталей в этих главах, иногда чрезвычайного.

Уже давно осознана необходимость создания всеобщей и сравнительной физиологии животных. Но пока и доныне результаты этой идеи представляют собою продукт изучения лишь немногих животных форм; тем не менее это изучение уже дало большой запас разно обработанного материала, обширную картину жизни и стройные обобщения. Однако качественно этот материал недостаточен, так как охватывает лишь наиболее доступные объекты — человека, домашних и удобных в лаборатории животных. Идеал общей физиологии еще далек от осуществления, и излишне поинать, что мысль о полезности проверки добытых выводов на материале более обширном и разнообразном, в сущности на всем животном царстве, — одна из самых простых и верных и что ожидание найти в экспериментально еще не затронутых животных новые данные и не предсказуемые заранее закономерности естественно граничит с уверенностью. Новые методы в биологии неожиданно возникают для новых объектов исследования.

Эволюционная идея о развитии всего существующего во времени возникла и окрепла в биологии прежде всего на основе морфологического сравнения огромной массы форм; физиология, чтобы стать всеобщей, должна основывать выводы на просторе неурезанного материала (Орбели, Коштойац). Попытки создания всеобщей сравнительной физиологии выразились в виде небольшого числа сводок (Коштойац, Winterstein, Jordan, Puetter, Bethe, Rogers), и они полны сетований на недостаточную изученность целых типов животного мира; обратно, обилие мелких работ по сравнительной физиологии, разбросанных за последние десятилетия по сотням изданий, настойчиво требует их суммирования.

Приложения энтомологического знания к хозяйственному и к производственному делу упираются — первое через экологию, второе через физико-химическую технику — в потребность физиологического изучения насекомых. И со стороны работников в этих областях, вместе с признанием ведущего значения физиологических знаний, раздаются жалобы на бедность энтомофизиологии и фактами, и выводами (Уваров, Howard). Но это несправедливо: о бедности говорить уже нельзя, о чем свидетельствует хотя бы предлагаемая книга и очень сильный рост энтомофизиологической литературы за последние десятилетия.

Моя задача скромна — собрать этот разнохарактерный материал, вставить его, где возможно и нужно, в рамки физиологических представлений и тем ввести возможно шире в задачи энтомологического исследования струю физиологических методов рассмотрения и понимания жизни. Задачи морфологии, в широчайшем ее смысле, а с ней и систематики с ее глубоким эволюционным значением, не могут быть решаемы без физиологического понимания явлений, и сами эти дисциплины бессильны самостоятельно осознать самих себя. Книга написана более энтомологом, чем физиологом. Поэтому она адресована прежде всего энтомологам и рассчитана на их интересы с целью дать им общее руководство помощью

возможно полной картины современных знаний в области энтомофизиологии и дальнейшего самостоятельного углубления в ее детали помощью подробных списков литературы. Но вместе с тем я не лишен надежды, что и физиолог найдет в этой картине и в литературе — может быть, иногда для себя и неожиданно — много фактов, подлежащих его специальному вниманию и обсуждению, а также и способных расширить его рабочий кругозор.

Книга рассчитана на образованного биолога, знакомого как с морфологией, систематикой и биологией насекомых, так и с общей физиологией и биохимией. Поэтому, а также ради краткости я счел общеизвестные для биолога физические и химические представления ему знакомыми и лишь вкратце останавливаюсь на менее известных и новейших; по той же причине мною исключены морфолого-анатомические и гистологические описания, опять за исключением наименее известных.

Разумеется, в книге не могли быть изложены ни весь фактически известный материал, ни все теоретические его толкования. Поэтому для дальнейшего продвижения читателя в ней приведены длинные списки первоисточников, на возможно большую полноту которых мною обращено особое внимание: существующие списки литературы не полны или по их устарелости, или по ограничению их источниками лишь новейшего происхождения при игнорировании более ранних, хотя бы и основных. Сводка литературы по энтомофизиологии особенно нужна также и вследствие крайней разбросанности работ по изданиям самого различного направления — от теоретических по зоологии, физиологии, морфологии, анатомии, гистологии до медицинских, сельскохозяйственных и технических включительно; ее необходимость чувствуется при всякой специальной работе — лабораторной, полевой и прикладной, в чем я убедился из бесчисленных обращений ко мне за справками. Вместе с тем, накопление сведений по энтомофизиологии идет столь стремительно, что охватить в настоящий момент весь ее состав и достижения непреодолимо трудно: огромное число новых данных и необходимость дополнения старых сведений почти не дают возможности поставить точку на их обзоре, так что законченность книги может быть лишь, условной, и совершенная полнота этих списков естественно не могла быть достигнута, особенно в связи с минувшим военным периодом. Поэтому фактически подбор источников, а равно и изложение доведены мною до середины 1941 года, и лишь для отечественной литературы — до современности.

Может быть, не лишнее указать, что в списки источников включены работы только физиологического содержания, ссылки же на работы из сопредельных дисциплин — лишь в исключительных и неизбежных случаях; также исключены из перечней почти все работы по методике и технике исследования, равно как и работы чисто прикладного содержания.

В тоне изложения старательно избегалась догматичность или наставительность, присущая учебникам, и в книге лишь объединена, в виде более или менее закругленных глав физиологического содержания, весьма пестрая картина фактов и суждений, и она оставлена таковой намеренно.

Названия насекомых приняты общеупотребительные в книгах общеприкладного биологического содержания, без новейших их изменений, согласно требованиям приоритета; введение этих изменений, предлагаемых в изобилии, очень затруднило бы читателя не-энтомолога.

Программа и общее изложение предмета в значительной мере отражают содержание и направление курса сравнительной физиологии беспозвоночных вообще, а затем насекомых в частности, читаемого мною в Ленинградском университете с 1920 года и поныне, и специального курса физиологии насекомых, читавшегося мною на Высших курсах прикладной зоологии и фитопатологии с 1922 по 1942 год.

Проф. д-р. *Н. Я. Кузнецов.*

Зоологический институт
Академии Наук СССР

5 октября 1945 г.

Сейчас мы имеем широкое развитие у нас сравнительной физиологии; к тому же мы перестали уже понимать эту науку так, как понимают ее за рубежом, смешивая под понятием сравнительной физиологии и частную физиологию отдельных представителей животного царства, и сравнительную физиологию в настоящем смысле слова, то есть физиологию, проникнутую определенным отбором материала и стремящуюся проследить пути развития той или иной функции организма... Эволюционная физиология, наряду с возникшей у нас же и процветающей уже эволюционной морфологией, дала бы возможность охватить весь эволюционный процесс и позволила бы использовать принцип эволюционного учения для правильной оценки физиологических отношений и путем изучения эволюции функций проверить правильность эволюционной теории.

Орбели.

Перед молодой наукой сравнительной физиологии стоит задача, с одной стороны, фактически распространить физиологический эксперимент на все животное и растительное царство, с другой, — внедрить исторический метод — метод преемственности — в изучение того, как складываются и преобразуются физиологические функции еще в микроинтервалах времени.

Угломский.

Весьма вероятно, что большая часть животного вещества на суше Земли облечена именно в форму насекомых.

Sharp.

Анатомическое строение животного представляет собою комплекс того, что оно получило от своих отдаленных предков, и того, что ему нужно ныне для собственных целей. Каждый вид животного живет в своем давнем доме предков, лишь подновленном для надобностей современной его жизни, и в строении тела проявляет и сохраняет черты своего развития из прежних форм.

Snodgrass.

Я думаю, что за последние годы предметом, привлекавшим наибольшее внимание многих из нас, была именно физиология насекомых... Мы знаем из их жизни в главном лишь то, что затрагивает наши интересы. Но мы обязаны знать причины... их поведения, и для этого дает основу их физиология.

Howard.

Глава I

ВСТУПЛЕНИЕ

§ 1. Программа и содержание. — Слова этих эпиграфов, взятых у лиц, глубоко задумывавшихся над значением живого вещества в общей жизни Земли, не преувеличены, но искренне точны. Они правильно изображают это значение и вместе с тем указывают пути дальнейшего исследования безмерного множества видов насекомых как одной из преобладающих форм жизни на нашей планете. Насекомые, по общепринятому и поныне

о них мнению, представляют очень древнюю, рано, уже с девонского периода обособившуюся и широко в разных направлениях специализовавшуюся группу, находящуюся во все периоды жизни Земли, с каменноугольного и до современного, в полном расцвете и силе. Эта группа имела много времени для развития сложных функций приспособления к самым разнообразным условиям существования во всех экологических нишах суши и не произвела только океанических форм. Физиологические выгоды организации насекомых принято усматривать в наружном скелете как органе движения, в хорошей утилизации пищи, в малой величине тела, в обновлении при метаморфозе, в развитой дыхательной системе; краткая жизнь и малая масса тела дают ускорение размножения в несравнимо с позвоночными огромных числах потомства. Традиционное морфологическое деление тела насекомого на три отдела — головной, грудной и брюшной — также якобы представляет выгодную физиологическую концентрацию: голова является преимущественно средоточием сенсорных функций, грудь служит локомоции, а брюшко являетсяместищем органов обмена веществ и размножения.

Морфолого-анатомическое своеобразие организации насекомых, в целом весьма выдержанное, несмотря на поразительно огромное число форм, оцениваемое свыше двух миллионов видов, очевидно, обусловило и неоспоримое преобладание насекомых, вслед за позвоночными, на суше и почти повсеместное их распространение. Это преобладание конкурирует даже с энергией человека, который вынужден вести с насекомыми жестокую борьбу на многих фронтах своей деятельности. С физиологической же точки зрения несомненно, что чем больше объем деятельности, проявляемой данным комплексом организмов, чем шире используется захваченный им ареал и чем больше способен он активно отвечать на множество и разнообразие воздействий из окружающей его среды, могущих нанести ему вред, тем большим являются число его функций и их специализация.

Умножение числа специальных функций выражается в раздроблении их по соответственно умножившемуся числу отправляющих их органов, анатомически более или менее разделенных на пространстве тела. Другим путем специализации и дробления функций является распределение их во времени жизни организма через их чередование в определенные сроки. Как следствие такой двойной дифференциации частей организма с их функциями возникает необходимость явлений регуляции и координации функций всех организмов в пространстве и времени, неизбежных для общей интеграции организма и восстановления его как целостного единства. И если в общем организм неотъемлем от среды и его потребности растут пропорционально его активной производительности, равно как и активность растет вместе с этими потребностями, то и, наоборот, организм представляет собою то, чем заставляет его быть и стать окружающая его среда (Jordan); он есть производное от движений в этой среде, непрестанно и разнообразно происходящих в ней во времени (Snodgrass).

Для систематизации и возможно более последовательного изложения добытого физиологией материала по жизнедеятельности столь разнообраз-

ной и огромной группы животных, как насекомые, в форме программы и содержания настоящей книги я позволю себе предложить ряд следующих соображений.

Научный опыт удостоверяет, что живой организм не заключает в своем составе ни одного химического элементарного вещества, которое отсутствовало бы в окружающей организм среде — биосфере Земли, равно как он и не освобождает никаких форм физической энергии, отличных от сил этой среды. Организмы аккумулируют энергию биосферы, главным образом тепловую и химическую энергию солнечных лучей и химическую энергию земных атомов. Следовательно, организм позволительно рассматривать как часть этой среды, состоящую из ее элементов и как результат взаимодействия именно ее веществ и агентов. Организмы не известны за пределами земной, теллурической обстановки; они возникают, обособляются из биосферы, развиваются из ее веществ, существуют за счет ее энергии и возвращают ей эти вещества и энергию, разлагаясь на ее элементы и замыкая этим цикл индивидуального существования. Вещества и силы среды лишь на время входят в организм и превращаются в нем в его вещества и силы. Отсюда вытекает великое научное значение представления об обмене веществ и обмене энергии в организме как о первооснове явлений жизни.

Затем организм, как обособившаяся из среды ее часть, обнаруживает свою чрезвычайную устойчивость, напор к продолжению существования и противодействие агентам среды, могущим его разрушить; в организме протекает сложная сумма процессов, и все они необходимы для поддержания того состояния, при котором возможно их повторение. Следовательно, сообразно с целью такого противодействия организм способен отвечать — реагировать — на действия агентов среды, обнаруживая при этом направленные ответные реакции.

Количества и комбинации факторов среды — биосферы — не постоянны в пространстве и времени и изменяются в зависимости от планетных и космических условий; поэтому и консервативная инерция наследственности, проявляющаяся через воссозидательную способность размножения, не безусловно точна, что ведет за собой как индивидуализацию организмов, так и дивергенцию форм их существования.

Итак, в живом организме проявляются: обмен веществ и сил внутри него и между ними и средою; реакции на воздействия среды и возникающая из них регуляция обмена; циклическая смена всех процессов; изменение их в форме эволюции во времени. В живом организме, в том числе и насекомого, развивается сложнейший ряд явлений, совокупность которых называется «его жизнью». Функции органов так сложны и вместе с тем так интимно переплетены между собою и взаимно зависят одна от другой, что сколько-нибудь естественное ограничение каждой из них по существу совершенно невозможно, тем более по системам их анатомических описаний. Общая совокупность, но отнюдь не сумма жизненных проявлений, представляет собою в своей сущности совершенно нерасчленимое целое, без границ между отдельными составляющими его явлениями. Однако для научного анализа этой беспредельной сложности, а в ней

связей, практически неизбежно, мысленно возможно и педагогически удобно эту целостность расчленить на якобы отдельные процессы.

Физиология насекомых есть часть общей сравнительной физиологии, прилагающей к пониманию жизненных явлений во всем ряде существ мира преимущественно физико-химический метод изучения. Сообразно такому методу явления жизни делятся, прежде всего, на процессы обмена веществ и обмена энергии, а эти два отдела подразделяются на процессы питания, дыхания, выделения, движения, возбуждения, восприятия, и их количественных регуляции и координации.

Основные процессы жизнедеятельности, то есть координированный ряд физических и химических изменений, освобождающих энергию и этим питающих непрерывное движение жизни, вероятно, одинаковы всюду, где только существуют организмы, и уловление их и сравнительное описание у насекомых и представляет цель физиологии животных этого класса. Но эти основные процессы у насекомых сильно затемнены бесконечно разнообразной специализацией их форм и образа жизни. Объединяющей и характеризующей этих животных особенностью является их твердый и слабо проницаемый наружный скелет при преимущественно наземном образе жизни: он обуславливает прежде всего своеобразие процессов газообмена, а затем сложность и особенности роста и индивидуального развития (Wigglesworth).

На основании этих предпосылок удобно предложить к изложению материала в настоящем руководстве программу со следующей последовательностью отделов и их глав.

А. Обмен веществ

I. Пищевой обмен: Химический состав тела. Питание. Пищеварение. Всасывание.

II. Промежуточный обмен: Функции гемолимфы.

III. Усвоение. Рост.

IV. Газовый обмен: Вентиляция. Газообмен.

V. Секреция: Периферическая. Полостная.

VI. Диссимиляция и экскреция: Депураторная. Эмункториальная.

VII. Периодика обмена веществ: Метаморфоз. Регенерация. Размножение.

VIII. Симбиотические явления.

В. Обмен энергии

IX. Восприятие энергии: Общие функции рецепторов. Осязание. Терморепцепция. Слух. Сейсморецепция. Статорецепция. Зрение. Хеморецепция. Проприорецепция.

X. Производство энергии: Производство движения и локомоция. Звукопроизводство. Теплопроизводство. Производство света.

С. Регуляция и интеграция обмена веществ и обмена энергии

XI. Нервная регуляция и интеграция: Рефлекторная иннервация. Ориентация. Поведение.

XII. Гуморальная регуляция и интеграция: Регуляция питания. Регуляция периодики развития и размножения. Гуморальная регуляция в связи с нервной.

D. Физиологическая эволюция насекомых

XIII. Развитие функций класса среди типа членистоногих. Развитие функций отрядов среди класса.

§ 2. Литература. Тракаты и статьи общего содержания. — А н у ч и н, С. Тутовый шелкопряд. Ленингр., 1931.

Бахметьев, П. *Exper. Entom. Studien*, etc. I. Leipzig, 1901: 1—160; II, Sophia, 1907: 1—944+108. Беклемишев, В. Экология маляр. комара. Москва, 1944: 1—299.

Карпентер, Г. Насекомые, их строение и жизнь, СПб., 1903: 1—347. Кожеников, Г. Как живут и работают пчелы, Москва, 1930: 1—236. Ест. история пчелы. Москва, 1931: 1—118. Коштыяц, Х. Эволюц. физиология в СССР. *ФизиолЖурСССР*, XXIII, 1937: 523—536. Основы сравн. физиологии. I. Москва—Ленинград, 1940: 1—592. Кузнецов, Н. Курс физиологии насекомых. Ленингр., 1923: 1—262; 1927: 1—208 (на правах рукописи). Общий анат.-физиол. очерк организма насекомых. Холодковский, КурсЭнт, I, 1927: 26—120. Развитие, соврем. состояние и перспективы энтомо-физиол. и энтомо-токсикол. исследований в Союзе. Природа, XXII, 1933: 39—44. *Aperçu sur l'état actuel des études entomo-physiol. et toxicol. dans l'URSS. TravV CongrIntEnt*, Paris, 1933: 161—171. Физиология пчелы. Информ Письмо НародКомЗемлед, 1934: 1—31. Отношения физиологии к экологии. ВестнЭколБиоцен, 1935: 10—14. Обзор работ по энтомологии теор. и прикл., произведенных в Союзе ССР за двадцатилетие с 1917 по 1937 год. ИзвВысшКурсПриклЭнтФитоп, XII, 1941: 17—122. Кузнецов, Н., Ротман, М., Романенко, О. и Ильинский, А. Физиология и токсикология насекомых. ОбшЭнт, под ред. Н. Кузнецова, II, Москва—Ленинград, 1931: 1—96.

Поярков, Э. Тутов. шелкопряд, etc. I, Ташкент, 1929: 1—512.

Тихомиров, А. Основы практ. шелководства. Москва, 1891, 1895, 1914.

Уваров, Б. Саранча и кобылки. Москва, 1927: 1—306. *Locusts and grasshoppers*. London, 1928: 1—352. *Physiol. basis of applied entomology. TravV CongrIntEnt*, Paris, 1933: 667—678. *Insects and climate. TransEntSocLondon*, LXXIX, 1931: 1—247. Физиол. основы прикл. энтомологии. Сборн. Павловского, Москва, 1935. Уигглсворс, В. Физиология насекомых. Перев. Н. Кузнецова, 1937: 1—148.

Фабр, А. Инстинкты и нравы насекомых. Перев. Шевырева, 1898: 1—590; II, 1914: 1—607. Фридерикс, К. Экол. основы прикл. зоологии и энтомологии. Ленинград—Москва, 1932: 1—672.

Холодковский, Н. Курс энтомологии, etc. СПб., 1912: 1—508+576; 4 изд., I, 1927: 1—432; II, 1929: 1—400; III, 1931: 1—490.

Цандер, Э. Жизнь пчелы. Москва, 1927: 1—205.

Шарп, Д. Насекомые. Обраб. и допол. Н. Кузнецова, СПб., 1902—1910: 1—1059.

Asqua, C. Il bombice del gelso, etc. Ascoli-Piceno, 1930: 1—500. Arnhardt, L. *Anat. und Physiol. der Biene. AllgLehrBienenZucht*, Wien, 1905: 24—119.

Berlepsch, A. *Die Biene*, Mannheim, 1869. Berlese, S. *Gli insetti*. Milano, I, 1906—1909: 1—1004; II, 1919—1925: 1—992. Bernard, C. *Leçons de physiologie*. I, Paris, 1855. Bethe, A., Bermann, G., Embden, G. und Ellinger, A. *Handb. der norm. und pathol. Physiologie*. Berlin, I—XVIII, 1925—1938. Blunck, H. *Die Entwicklung des Dytiscus marginalis*, etc. *ZeitWissZool*, CXXI, 1923: 171—391. Bodeneimer, F. *Stud. zur Epidem., Oekol. und Physiol. der afrik. Wanderheuschrecke, Schistocerca gregaria*. *ZeitAngEnt*, XV, 1929: 435—537; Berlin: 1—123. *Problems of animal ecology*. New York, 1938. Buddenbrock, W. *Grundriss der vergl. Physiologie*. Berlin, 1928: 1—830; 1937, I: 1—567; 1939, II: 569—1228. Burmeister, H. *Handb. der Entomologie*, Berlin, I, 1832: 1—696; II, 1835: 1—1050; III, 1842: 1—828; IV, 1844 и 1855: 587—570; V, 1847: 1—584. Buttel-Reepen, H. *Leben und Wesen der Bienen*. Braunschweig, 1915.

Carpenter, G. Insects, etc. London and Toronto, 1924 : 1—335. The biology of insects. London, 1928 : 1—473. Chapman, R. Animal ecology, etc. Minneapolis, 1926 : 1—370. New York and London, 1931 : 1—464. Cheshire, F. Physiology and anatomy of the honey bee, etc. London, 1881. Bees and bee-keeping. London, 1886. Comstock, J. Introd. to entomology. Ithaca, N. Y., 1924 : 1—1044. Cornalia, E. Monografia del bombice del gelso. MemistLombSciLettArti, VI, 1856 : 1—388. Cowan, T. The honey bee, etc. London, 1890. Cuénot, L. Études physiol. sur les Orthopteres. ArchBiol, XIV, 1895 : 293—341.

Dandolo, V. Dell'arte de governare bachi da seta, etc. Milano, 1815 : 1—579. Storia dei bachi da seta, etc. Milano, 1818 : 1—494. Davenport, C. Exper. morphology. New York, 1908 : 1—509. Dewitz, J. The bearing of physiology on economic entomology. BullEntRes, III, 1912 : 343—354. Dubois, R. Leçons de physiologie. Paris, 1898 : 1—532. Dufour, L. Rech. anat. et physiol. sur les insectes. AnnSciNat, 1834, 1835, 1852; MémSavEtrAcadSci, Paris, 1832, 1841, 1846, 1851.

Elton, C. Animal ecology. London, 1927 : 1—207; 1932.

Fabre, J. Souvenirs entomologiques. Paris, I, 1924 : 1—376; II, 1924 : 371; III, 1923 : 1—459; IV, 1923 : 1—359; V, 1923 : 1—384; VI, 1922 : 1—453; VII, 1924 : 1—425; VIII, 1923 : 1—409; IX, 1923 : 1—399; X, 1924 : 1—429; XI, 1924 : 1—43. Folsom, J. Entomology, etc. Philadelphia, 1906—1908 : 1—485; London, 1923 : 1—502; Philadelphia, 1934 : 1—602. Fuerth, O. Vergl. chem. Physiologie der niederen Tiere. Jena, 1903 : 1—670.

Girard, M. Les insectes. I—III. Paris, 1873—1885. Graber, V. Die Insekten. München, 1877—1879 : 1—1006. Graham-Smith, G. Flies and disease. Cambridge, 1913. Griffiths, A. Physiology of invertebrata, London, 1892.

Handlirsch, A. Insecta. Kükenthal und Krumbach. Handb. Zool., Leipzig, 1926. Heidermanns, C. Grundzüge der Tierphysiologie, Jena, 1933. Henneguy, F. Les insectes. Paris, 1904 : 1—804. Hering, M. Biol. der Schmetterlinge. Berlin, 1926 : 1—480. Herms, W. Medic. and veter. entomology. New York, 1923 : 1—393. Hewitt, C. The house fly, etc. Cambridge, 1914 : 1—382. Hogben, L. Compar. physiology. London, 1926 : 1—233. Hogben, L. and Winton, W. An introd. to recent advances in compar. physiology. London, 1925 : 1—250. Hoskins, W. and Craig, R. Recent progress in insect physiology. PhysiolReview, XV, 1935 : 525—596. Houlbert, C. Les insectes, etc. Paris, 1920 : 1—374.

Imms, A. A general textbook of entomology. London, 1925 : 1—698; 1931 : 1—374. Recent advances in entomology. London, 1937 : 1—431. Outlines of entomology. London, 1942 : 1—184.

Jordan, H. Allg. vergl. Physiologie der Tiere. Berlin, 1929 : 1—761.

Kirby, W. and Spence, W. An introd. to entomology, etc. London, I—IV, 1815—1826. Kolbe, H. Einfuhr. in die Kennt der Insekten, Berlin, 1893 : 1—709. Korschelt, E. Bearbeitung einheim. Tiere, Der Gelbrand, etc. Leipzig, I, 1—863; II, 1924 : 1—964. Krueger, P. Tierphysiol. Uebungen. Berlin, 1926 : 1—518. Kuenckel d'Herculaïs, J. Les insectes, etc. Paris, 1882—1883.

Lefroy, H. Manual of entomology, etc. London; 1—541. Leuckart, R. Anat. physiol. Uebersicht des Tierreichs. Stuttgart, 1852. Lowne, B. Anatomy and physiology of the blow-fly, etc. London, 1869. Anatomy, physiology, morphology and development of the blowfly, etc. London, 1889—1891 : 1—350; II, 1893—1895 : 351—778.

Maestri, A. Frammenti anat., fisiol. e patol. sur baco da seta. Pavia, 1856. Maillot, E. et Lambert, F. Traité sur le ver-à-soie du mûrier, etc. Paris, 1902; Montpellier, 1906 : 1—622. Malpighi, M. Dissertatio epistolica de bombyce, etc. London, 1669 : 1—104. Opera omnia. Lugd. Bat., 1687. Marchal, P. Insectes. DictPhysiol. Richet, IX, 1909 : 273—386. Marchoux, E. Paludisme. Paris, 1926 : 1—366. Martin H. and Hall, D. The scient. principles of plant protection. London, 1928 : 1—316. Martini E. Lehrb. der mediz. Entomologie. Jena, 1923 : 1—462; 1941 : 1—585. Matheson, R. Medical entomology. London, 1932 : 1—489. Metcalf, C. and

Flint, W. Fundamentals of insect life. New York and London, 1932 : 1—582. Miall, L. The natural history of aquatic insects. London, 1895. The structure and life history of the harlequin fly *Chironomus*. Oxford, 1900. Miall, L. and Denny, A. The structure and the life history of the cockroach, etc. London, 1886. Milne Edwards, H. Leçons sur la physiol. et l'anat. comp., etc. Paris, 1857—1859; II : 152—194; III : 215—238; V : 498—536, 581—638; I—XIV, 1882.

Needham, J. Chemical embryology. I—III. Cambridge, 1931 : 1—2013. Newport, G. Insects. Todd's CyclopAnatPhysiol, II, London, 1839 : 1—994. Nuttall, G. The biology of *Pediculus humanus* Parasit. X, 1917 : 80—185.

Oppenheimer, C. Handb. der Biochemie des Menschen und der Tiere. Jena, I—IV, 1909—1911; Ergänzt. Bd. 1913; 2. Aufl., I, 1914 : 1—997; II, 1925 : 1—770; III, 1925 : 1—698; IV, 1925 : 1—806; V, 1925 : 1—738; VI, 1926 : 1—675; VII, 1927 : 1—690; VIII, 1925 : 1—891; IX, 1927 : 1—546.

Packard, A. Text book of entomology. New York, 1898 : 1—729. Pantel, J. Le Thrixion halidayanum, etc. Cellule, XV, 1898 : 7—290. Patton, W. Insects, ticks, mites and venomous animals of medical and veterinary importance. Liverpool, School-Trop Med, 1931 : 1—740. Patton, W. and Cragg, F. Textb. of med. entomology, 1913 : 1—764. Patton, W. and Evans, A. Insects, ticks, mites and venomous animals of med. and veter. importance. I. Croydon, 1929 : 1—786. Phillips, E. Beekeeping, etc. New York, 1915 : 1—457. Pierce, W. Sanit. entomology. 1921 : 1—518. Plateau, F. Rech. physico-chim. sur les Articulés aquatiques. MémSavEtr-Belg, XXXVI, 1871; BullAcadRoyBelg, (2), XXXVI, 1872. Rech. exper. sur les arthropodes. MémAcadRoySciBelg, (8), XLII, 1889. Przibram, H. Einführung in die physiol. Zoologie. Wien, 1928 : 1—182. Puetter, A. Vergl. Physiologie. Jena, 1911 : 1—721.

Réaumur, R. Mémoires pour servir à l'histoire des insectes, Paris, I, 1734 : 1—654; II, 1736 : 1—514.; III, 1737 : 1—532; IV, 1738 : 1—636; V, 1740 : 1—728; VI, 1742 : 1—608. Riley, W. and Johannsen, O. Handb. of med. entomology, 1915 : 1—348. Rogers, V. Textb. of compar. physiology. London, 1927 : 1—635.

Schoenichen, W. Praktikum der Insektenkunde, etc. Jena, 1930 : 1—256. Schroeder, C. Handb. der Entomologie, Jena, I, 1912—1928 : 1—1426; II, 1926—1928 : 1—1350.; III, 1925 : 1—1201. Sen, S. Beginnings in insect physiology, etc. AgrJournIndia, XIII, 1918 : 620—627. Sharp, D. Insects. Cambridge Nat. Hist., London, I, 1895 : 83—584; II, 1899 : 1—626. Shelford, V. Laboratory and field ecology. Baltimore and London, 1929 : 1—608. Snodgrass, R. Anatomy and physiology of the honey-bee. London, 1925 : 1—327.; Principles of insect morphology. New York and London, 1935 : 667. Speyer, W. Entomologie, etc. Dresden and Leipzig, 1937 : 1—194. Stempel, W. und Koch, S. Elemente der Tierphysiologie. Jena, 1916 : 1—577; 1923 : 1—762. Strebel, O. Beitr. zur Biol. Oekol. und Physiol. einheim. Collembolan. ZeitMorphOekol, XXV, 1932 : 31—153. Suckow, F. Anat.-physiol. Unters. über Insekten, etc. Heidelberg, 1818 : 1—70. Swammerdam, J. Historia insectorum generalis, etc. Utrecht, 1669 : 1—168. Bybel der natuure, etc. Lugd. Bat., I—II, 1737—1738 : 1—910.

Tocco, R. Bibliografia del figulello, etc. Padova, 1927. Treviranus, G. Biologie oder Philosophie der lebenden Natur, etc. Göttingen, IV, 1802. Vermischte Schriften anat. und physiol. Inhalts. I—IV. Göttingen, 1816—1821. Die Erscheinungen und Gesetze des organischen Lebens. II, Bremen, 1832 : 1—234.

Verson, E. e Quajat, E. Il figulello e l'arte sericola. Padova, 1896 : 1—480. Verworn, M. Allg. Physiologie. Jena, 1915 : 1—766; 1922 : 1—816. Vieil, P. Sériculture. Encycl. Agric. Paris, 1920.

Wardle, R. The problems of appl. entomology. Manchester, 1929 : 1—1587. Weber, H. Biologie der Hemipteren, etc. BioStudienb, XI, Berlin, 1930 : 1—543; Lehrb. der Entomologie. Jena, 1933 : 1—726. Welch, P. Insect physiology. AnnEnt-SocAmer, XX, 1927 : 429—436. Wigglesworth, V. Insect physiology. London,

1934 : 1—134. The principles of insect physiology. London, 1939 : 1—434; 1942 : 1—434.
Winterstein, H. Handb. der vergl. Physiologie. Jena, I, 1911—1923 : 1—2508;
II, 1910—1923 : 1—2718; III, 1911—1914 : 1—3101; IV, 1910—1914 : 1—979.

Yeager, J. Some laboratory excercises in insect physiology. Ames, Iowa; 1—102.

Zander, E. Der Bau der Biene. Stuttgart, 1911 : 1—182. Das Leben der Biene. Stuttgart, 1921 : 1—195. Handb. der Bienenkunde. Stuttgart, 1921.

Глава II

ОБМЕН ВЕЩЕСТВ

§ 3. Вводные положения. — Жизнь связана с веществом и энергией биосферы — ее среды. Живое вещество всегда облечено особым внешним обликом — формой — и имеет сложное внутреннее строение; разнообразные сочетания этого облика и строения именуются организмами, ведущими каждый свое существование в определенном участке среды; в организмах большинство химических реакций связано со специальной структурой вещества и тела и, наоборот, все структуры связаны с химическими реакциями (Freundlich). Как житейские, так и научные наблюдения и опыт приводят к заключению: что живой организм не может быть уединен, изъят из окружающей его среды — биосферы — или изолирован от нее; что он для поддержания жизни вбирает в себя одни вещества этой среды и, наоборот, выделяет из себя другие; что, следовательно, он в биосфере имеет источник своих жизненных проявлений в виде ее веществ и несомой ими энергии; что он в течение своей жизни изменяет свои жизненные проявления — вначале нарастает в объеме, развиваясь и усложняясь функционально, затем, достигнув некоторого предела, подвергается упадку, дегенерирует и отмирает; организм есть продукт среды, равно как и среда биосферы, в виде осадочных горных пород и атмосферы, есть продукт жизни (Вернадский). Мысленно можно представлять организмы как отдельные очаги жизни и, практически, выводить их из кругооборота биосферы, например, убивая их, и в виде уже изолированных из биосферы тел подвергать исследованию их состав и реакции; но в общем жизнь каждого из них представляет лишь часть сплошного потока явлений. Однако изучение этого потока возможно именно лишь при таком искусственном его расчленении и изоляции из него отдельных предметов и явлений.¹ Но признание неотделимости организма от среды и его полной принадлежности к ней отнюдь не исключает возможности возникновения в организмах материальных и энергетических свойств, отличных от свойств среды и возникших как результат построения в орга-

¹ «Всякий из биотических элементов совершает известный цикл из окружающей живую клетку природы он постепенно вовлекается в ее строение, переходя в более или менее сложные неорганические и органические соединения; последние, спустя некоторое время, разлагаются, и элементы возвращаются обратно в мертвую природу» (Словцов)

низме новых комбинаций и взаимоотношений молекул и атомов, поступивших в него из среды неживой.

Среди этих отличий отмечают одно глубокое отличие свойств живого вещества от свойств неживой природы: живое вещество обладает резко выраженной диссимметрией, которая является особым свойством симметрии даже самого пространства, занятого живым веществом, и неравенством между правым и левым характером явлений (Pasteur); всякое явление или вещество, обладающее диссимметрией, происходит от причины — явления или вещества, обладающего такой же диссимметрией (Curie).

Жизнь живого существа состоит в обмене веществ и обмене энергии со средой; оно непрерывно обновляет свой состав вместе с таким же постоянным изменением своей внутренней структуры и внешней формы, сменяя химические элементы своего тела на адекватные элементы среды; но, несмотря на эту подвижность состава, оно обладает, тем не менее, относительным, видовым химическим постоянством, подобным постоянству структурному, и это постоянство достигается и удерживается организмом активно; живой организм, с его специфичностью состава и строения, синтетически обращает химические элементы среды в свое собственное тело. Оказываясь, таким образом, в значительной мере дифференцированными от среды и будучи способны влиять на состав и свойства обитаемого ареала среды, организмы с чрезвычайной чувствительностью воспринимают ее влияния, проявляя эти влияния в виде усиления или угнетения своего самообновления — обмена веществ, что обычно описывается как реакция на внешнее раздражение; динамическое состояние живого организма определяется происходящими в нем химическими процессами, причем носителями движущих эти процессы сил служат биокаталитические системы ферментов; особая форма существования биоорганических соединений в организмах, которая обуславливает явление жизни и характеризуется непрерывным самообновлением, имеет пределы своего существования во времени и в степени самообновления; организмам присуща лишь определенная длительность действия, возможности самообновления, постепенно снижающаяся до определенного порога, за которым самообновление уже нарушается и наступает распад живой системы (Вернадский).

Из сказанного следует, что жизнь представляет собою обратимый процесс, кончающийся для отдельной особи смертью; все живые существа в целом также вовлечены в биосфере в необратимый процесс, проявляющийся в смене поколений. Жизненный процесс в своем сложнейшем механизме включает не только причины, обуславливающие его движение, но и причины его расстройства и разрушения; в начальный период развития стимулирующие факторы преобладают над разрушительными, и наблюдается усиление биохимических процессов; но по достижении полного развития факторы разрушения вступают в борьбу с факторами созидания: темпы биохимических процессов снижаются.

Итак, биохимический процесс состоит в смене химических элементов живого организма на подобные же элементы из внешней среды при обя-

зательности сохранения видовой специфичности атомного и молекулярного состава. Но в живом теле можно допустить существование также и некоторых о п о р н ы х химических структур, не подлежащих замене в течение жизни организма, ибо без их существования трудно представить сохранение видовой специфичности на протяжении ряда поколений. Вместе с тем очевидно, что биохимические превращения в живом веществе, вопреки выраженной специфичности каждого вида живого существа, проявляют определенное единство и что биохимический процесс представляет собою ряд последовательных превращений биоорганического субстрата под влиянием внешних и внутренних биодинамических факторов; для него весьма характерны стремительность и интенсивность реакций в условиях невысоких температурных пределов: осуществление аналогичных реакций вне организма требует высшей температуры и несравненно более продолжительного времени. Далее, обмен веществ в организме осуществляется при непрерывном участии воды; она присоединяется к продуктам гидролитического распада, которому подлежат все категории биоорганических веществ — белки, жиры и углеводы; гидролитический и окислительный распады освобождают тепло, процессы же синтеза, идущие всегда параллельно и сопровождаемые ангидрилизацией — выделением воды, — расходуют на себя химическую энергию.

Широчайшее общее распространение этих двух процессов — гидролитического распада и гидросинтетического построения, идущих в водноколлоидной среде, указывает на то, что, во-первых, вода, разлагаясь при гидролизе на ионы водорода и гидроксиды, присоединяющиеся к продуктам гидролиза, испытывает на себе гидрокластическое воздействие живой плазмы и, во-вторых, что вода способна синтезироваться из этих ионов, отщепляющихся при воссоединении синтезируемых компонентов. Весьма возможно поэтому, что поддержание умеренной температуры, вопреки интенсивности реакций в живом веществе, обуславливается весьма частыми периодами чередования распадов и синтезов, причем образующееся при реакциях распада тепло непрерывно и тотчас же снова расходуется на реакции синтетические; термостатическое состояние организма регулируется, следовательно, самой сущностью биохимического процесса.

§ 4. Химизм живого вещества и процессы обмена. — В состав живого тела входит чрезвычайное множество б и о о р г а н и ч е с к и х соединений; характерным свойством большинства является их малая устойчивость или, наоборот, чрезвычайная лабильность, то есть способность к легкому распаду под влиянием слабых воздействий; вследствие этого свойства многие из веществ живого субстрата не обладают строго определенным составом, а являются веществами колеблющегося строения, так называемыми б е р т о л л и д а м и, которые окружены многочисленными формами их ближайших и более отдаленных превращений; но, с другой стороны, биоорганические вещества живого организма обладают строго выраженной специфичностью, то есть обнаруживают обособленное для каждого вида строение (Садиков).

Вещества живого тела или продукты его распада теоретически разделяются: во-первых, на основные биоорганические вещества с у б с т р а т а жизни, находящиеся в состоянии непрерывных разложений

и синтезов и составляющие его протоплазму, во-вторых, на бесструктурные пластические массы — энергетические резервы; в-третьих, на уже простые химически и более или менее стабилизированные продукты обмена, в частности промежуточного — метаболиты; в-четвертых, на сложные продукты уже вторичного синтеза, который выводит из обменного цикла излишние и вредные вещества, получившиеся в результате жизнедеятельности — биодериваты или витадериваты. Энергетические резервы накапливаются в теле в виде продуктов превращения пищевых веществ — ресурсов, инертных, но способных к мобилизации; с другой стороны, в виде инертных же и пассивных образований, вроде роговых, известковых, хитиновых и кремневых, не способных к мобилизации или совершенно, или лишь в слабой степени.

Уже давно установившаяся и обоснованная химическая характеристика главнейших органических веществ, охваченных жизнью и участвующих во взаимообмене, принимает следующую схему их подразделения на три главных категории: протиды, или белковые вещества, глюкоиды, или углеводы и липиды, или жиры, липоиды. Белкам в составе тела принадлежит господствующее значение, и сама жизнь может быть определяема как форма существования белковых веществ. Но — «белок» в обычных описаниях и физиологическом изложении должно понимать как сложнейшую систему из разнообразных белковых субстанций и воды: «белок» живет лишь как коллоидная водоемкая система.

Ко всему дальнейшему изложению явлений обмена веществ в живом организме, изучаемых химическими методами и получивших общепризнанную терминологию, нельзя не сделать следующего, весьма существенного замечания. Все вещества живого тела любого организма, раз они подвергаются физико-химическому исследованию путем воздействия химическими реактивами, температурой, путем извлечения их из окружающей естественной для них обстановки тела, являются уже в той или иной мере денатурированными, лишенными их природной, нативной дисперсности, лабильности и, особенно, специфичности; они являются тем самым, в большинстве случаев, уже лишенными жизни, убитыми, мертвыми. Поэтому нельзя утверждать, что живой организм, разложенный, например, температурой в автоклаве, «состоит» из полученных после этой операции веществ: он только ею разложен, разрушен и превращен в смесь из них.

Оставаясь на признании строения тела организма из клеток, должно из этих заключений сделать допущение, что все клетки тела при жизни и совершаемой ими работе частично или вполне расходуют свое вещество, то есть частично или вполне разрушаются, и требуют для восполнения веществ, могущих быть усвоенными, превращенными в живую основу, — протоплазму их тела. Сложный механизм протоплазмы непрерывно упрощается, выводя из себя эти более простые соединения, и восстанавливается вновь, усложняясь из веществ пищи и газовой среды. Этот процесс разрушения и восстановления называется обменом веществ или метаболизмом, с его двумя фазами: расчленения — катаболизм и восстановления — анаболизм. Обмен веществ выражается: в уничтожении и восстановлении вещества тканей, в их постройке — росте — и в выработке энергии и ее трате. Поэтому в представление

об общем обмене веществ обычно вводят представление об обмене с о з и д а т е л ь н о м, ведущем за собою построение и рост организма или его частей, и об обмене п р о и з в о д с т в е н н о м, ведущем за собою выделение энергии и основанном преимущественно на медленном «сгорании» — окислении пищевых веществ. Этот второй процесс является обратным тому, который вызывает само возникновение п и т а т е л ь н ы х или пищевых веществ, именно: получение и накопление их потенциальной энергии основано на отделении кислорода от углерода и водорода, а получение из них энергии кинетической связано с обратным соединением двух последних элементов с кислородом; для сгорания необходим приток кислорода, и эта фаза общего обмена является д ы х а т е л ь н ы м или г а з о в ы м обменом. Конечным этапом является распад — д и с с и м и л я ц и я как пластических веществ тела — так и веществ, производящих энергию, и выделение продуктов этого распада. Под п р о м е ж у т о ч н ы м обменом подразумевается сумма изменений и превращений веществ после их вступления в состав тела вплоть до их диссимиляции и распада. Методы изучения обмена распадаются на две группы: прежде всего на химическое изучение превращения веществ в течение всей жизни и в разные ее периоды, в частности в особенности по количественному определению газообмена, затем на энергетическое обследование процессов обмена в виде термометрических и калориметрических измерений.

В общем краткая активная жизнь насекомого, периоды которой обычно измеряются лишь днями, а иногда часами, почти никогда не позволяет проследить обмена веществ его тела в течение сколько-нибудь длительного срока вне зависимости от хода его развития и связанного с ним метаморфоза. Поэтому экспериментальные данные по исследованию обмена почти всегда связаны со сроками развития и метаморфоза, обусловлены ими и неотделимы от них. В результате такого положения дела, при обсуждении общих и частных вопросов обмена неизбежно привлекаются факты из глав о развитии и метаморфозе; это привлечение аналогичных фактов и сопоставление их из разных глав совершается в данной книге путем перекрестных ссылок на соответствующие главы и их параграфы.

Глава III

ЭЛЕМЕНТАРНЫЙ ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ТЕЛА НАСЕКОМЫХ

§ 5. Вводные положения. — Обмен охватывает все вещества живого тела, и все входящие в эти вещества элементы проходят в теле периоды накопления — аккумуляции — или расходования — рассеивания. С этой обобщенной точки зрения всякий живой обмен веществ является процессом временной, избирательной и регулируемой аккумуляции в организме определенных элементов, направленной на интеграцию организма также в определенных химических пределах. Для точного понимания процессов обмена необходимо прежде всего знание элементарного химического состава тела. Этот состав есть результат взаимодействия двух рядов факторов: агентов и веществ физиологического обмена в живом теле и агентов и веществ среды. Но нельзя разбирать элементарный состав организмов только со стороны значения химических элементов в физиологических процессах: необходимо рассматривать его также с биогенохимической стороны для понимания процессов обмена веществ между организмом и биосферой. Очевидно, что организмы являются концентраторами определенных элементов, в первую очередь кислорода, углерода и азота; органический мир через посредство специальных организмов-концентраторов регулирует химический состав этих элементов в земной коре; эти реальные факты часто забываются, так как обычный биолог не привык смотреть на организмы как на неотъемлемую и неотделимую часть механизма земной коры (Вернадский).

В процессе непрерывного обращения неживой материи в живое вещество организмы совершают, с одной стороны, рассеивание материи во внешней среде, с другой — концентрирование рассеянных элементов среды; запасы ультрамикрорэлементов испытывают не только аккумуляцию и локализацию в определенных структурах организма, но и фиксируются в виде специальных биоорганических соединений: железо фиксируется отчасти в виде гемоглобина; медь — в виде гемоцианина; марганец — в виде содержащего его глобулина; иод — в виде диодотирозина и тироксина; бром — в виде дибромтирозина; мышьяк — в виде соединений с нуклеопротеидами; некоторые металлы — с глутатионом; Калий — в виде альбуминатов; кремний — в виде эфира кремнекислоты со спиртами, в частности с холестерином; кальций — в виде солей жирных кислот; магний — с полипиррольным комплексом; фосфор — в виде эфиров фосфорной кислоты с оксиаминокислотами, с полиоксисалями — сахарами и со спиртами. Остается непонятным, почему при напряженном обмене в организме аккумулированные из их рассеяния элементы не испытывают удаляющего, вымывающего действия стремительного потока веществ, непрерывно проходящего через

живое вещество, главным образом потока воды; почему аккумуляция превосходит в своей силе распад в такой степени, что создается впечатление, будто в организме существуют какие-то основные, опорные структуры, которые избегают участия в смене элементов и отдают их во внешнюю среду меньше, чем из нее получают. Но наряду со способностью концентрации все организмы являются рассеивателями элементов: при дыхании, азотообмене, особенно после смерти и при микробном разложении. Изучение процессов передвижения — миграций — химических элементов в биосфере, в геологическом масштабе при помощи живых существ, является содержанием биогеохимии (Вернадский). В составе живого вещества отражены общие законы распределения и сочетания атомов химических элементов в биосфере: кривые распространения химических элементов в земной коре, в биосфере и живом веществе имеют общий характер и различаются лишь количественно (Виноградов).

§ 6. Общий обзор состава.— До настоящего времени фактически обнаружено в организмах более 60 элементов химической системы, и можно догадываться о нахождении еще 20 других; в эти числа не входят редкие газы, кроме аргона, которые лишь проникают в организмы вместе с воздухом. Главную массу живого вещества, именно до 99.9⁰/₀, составляют: за немногими исключениями, именно Li, Be, B, F, Ne, Ar, элементы от 1-го до 20-го номера менделеевской системы включительно. Не найдены в организмах: элементы платиновой группы — Ru, Rh, Pd, Os, Ir и Pt; элементы редких земель — La, Nd, Pr, Di, Sn, Y; благородные газы — Ne, Kr, Xe, и не изучены радиоактивные элементы — Rn, Ms, Th (Виноградов). Для живой природы, взятой в целом, нет особых б и о г е н н ы х элементов: все элементы биосферы захвачены ею. Но элементы воды — водород и кислород — подавляющим образом господствуют в общей массе живых организмов; коллоидное состояние живой плазмы определяет это преобладание в нем гидрогенных элементов; затем главными и обязательными органогенными веществами являются C, N, P и S; за ними следуют K, Na, Cl, Ca, Fe, Si, Mg — характерные для всех организмов; элементы их скелетных частей в общем в биосфере играют, может быть, еще более важную роль.

Нет оснований сомневаться в физиологическом значении в организме какого бы то ни было из его химических элементов, тем более, если данный элемент в нем постоянно встречается (Виноградов); редкие и чрезвычайно рассеянные в биосфере элементы часто играют в нем даже первостепенную роль.¹

Выражая элементарный состав живого вещества в количественных показателях, можно установить формулу состава отдельного в и д а живой плазмы путем последовательного расположения элементов по их количественному в этом составе содержанию; химическая характеристика видов

¹ Весьма обширная физиологическая роль рассеянных элементов несомненна: организмы разнo относятся к среде, извлекая из нее и накапливая по преимуществу лишь определенные элементы; элементарный состав можно считать признаком группы организмов, до вида включительно; но он колеблется также в пределах пола и возраста; так, муравьев можно считать концентраторами марганца, причем по количественному его содержанию вполне различаются семейства *Camponotidae*, *Myrmicidae* и *Poneridae*, стрекозы отличаются большим содержанием натрия, наоборот бабочки — низким его содержанием (Виноградов).

живого вещества требует лишь количественного сопоставления элементов как критерия: организмы являются специфическими — от species, вид — концентраторами химических элементов, и весьма вероятно, что представление о виде и его характеристику можно будет впоследствии дать на основании не только морфологических признаков, но и химической структуры (Вернадский, Виноградов). В этом отношении большое значение имеет десятичная система количественного распределения элементов в организмах; для каждого вида живой плазмы существует, повидимому, его собственная комбинация элементов, характеризующаяся как по нахождению их в декаде, так и по величине коэффициентов содержания (Вернадский):

Декады	Весовые проценты	Элементы
I	Свыше 10 % или 10^1	O, H
II	От 10^0 до 10^1	C, N, Ca
III	" 10^{-1} " 10^0	S, P, Si, K
IV	" 10^{-2} " 10^{-1}	Mg, Fe, Na, Cl, Al, Z
V	" 10^{-3} " 10^{-2}	Cu, Br, J, Mn
VI	" 10^{-4} " 10^{-3}	As, B, F, Pb, Ti, V
VII	" 10^{-5} " 10^{-4}	Ag, Th, U
VIII	" 10^{-6} " 10^{-5}	Au
IX	" 10^{-7} " 10^{-6}	Rb, Cs, Li, Sn, Tl, Ce, La, Ge, Ni, Co, Cr, Cd
X	" 10^{-12} " 10^{-11}	Ra

Элементы, находящиеся в организме в числе процентов порядка от 10^0 до 10^{-2} , предложено называть макроэлементами, они составляют 99% по весу; реже встречаемые, от 10^{-3} до 10^{-5} , называются микроэлементами, и меньше 10^{-5} — ультрамикроэлементами; макроэлементы включают в себе O, H, C, N, Ca, S, P, Si, K, Mg, Al, Fe, Na, Cl (Виноградов).

Средний элементарный состав живых сухопутных организмов приводится, в весовых процентах, в следующей таблице (Виноградов):

O 70	Mg $7 \cdot 10^{-2}$	Sr $1 \cdot 10^{-3}$	Rb $5 \cdot 10^{-5}$
C 18	S $5 \cdot 10^{-2}$	Ti $8 \cdot 10^{-4}$	Se $5 \cdot 10^{-5}$
H 10^{-5}	Cl $4 \cdot 10^{-2}$	Zn $3 \cdot 10^{-4}$	Ni $3 \cdot 10^{-5}$
Ca $5 \cdot 10^{-1}$	Na $2 \cdot 10^{-2}$	Li $1 \cdot 10^{-4}$	As $3 \cdot 10^{-5}$
N $3 \cdot 10^{-1}$	Al $2 \cdot 10^{-2}$	Cu $1 \cdot 10^{-4}$	Mo $2 \cdot 10^{-5}$
K $3 \cdot 10^{-1}$	Fe $2 \cdot 10^{-2}$	Ba $1 \cdot 10^{-4}$	Co $1 \cdot 10^{-5}$
Si $1.5 \cdot 10^{-1}$	Mn $7 \cdot 10^{-3}$	F $8 \cdot 10^{-5}$	J $1 \cdot 10^{-5}$
P $7 \cdot 10^{-2}$	B $1 \cdot 10^{-3}$	Br $8 \cdot 10^{-5}$	Hg $1 \cdot 10^{-7}$
			Ra $2 \cdot 10^{-12}$

В заключение нельзя не упомянуть, что ныне допускается положение, по которому химические элементы в организмах являются элементами чистыми, состоящими лишь из одного изотопа, а не из смесей — плед изотопов, тогда как в окружающей организмы мертвой природе находятся всегда эти смеси разных видов химического элемента, обладающие постоянством соотношения между этими видами; предполагается возможным, что живой организм обладает способностью избирать определенные изотопы из их смесей совершенно так же, как он способен избирать определенные химические элементы из окружающей среды. Повидимому, изменение в определенных пределах изотопических смесей элементов

является характерным для живого вещества свойством, и доказано оно для водорода, углерода, кальция и калия, а допустимо для кислорода и азота; становится более чем вероятным, что изотопический состав химического элемента в организме иной, чем в окружающей среде (Вернадский) ¹

§ 7. Аналитические данные — Несмотря на их подавляюще важное значение, точных сведений о химическом составе насекомых недостаточно и выбор из них невелик. Биохимическая сторона изложения энтомо-физиологических данных обычно и даже в сводках (Biedermann, Jordan, Wigglesworth) остается далеко на заднем плане.

Как образец и пример содержания в живом веществе насекомых главных элементов его состава — кислорода и водорода в виде воды, углерода, азота и фосфора — можно привести из точных определений табл. 1, в которой числа даны в процентах среднего живого веса в граммах (Бергманн)

Таблица 1

	H ₂ O	C	H	N	P	Средний вес (в г)
<i>Pieris brassicae</i>						
Гусеница	84 34	7 79	10 15	1 56	0 17	0 3214
Куколка	78 65	9.41	10 33	2 26	0.19	0 3192
Бабочка	66 36	19 40	9 00	5 78	0 33	0 1236
<i>Rhagium indagator</i>						
Личинка	68 73	15 60	10 10	1 88	0 20	0 2500
Куколка	70 30	16.72	10.04	2 47	0 19	0.2350
Жук	59.40	21 68	9 70	3 52	0 29	0 1980
<i>Polistes gallica</i>						
Молодая личинка	76 69	11 17	10 32	2 31	0 185	0 1501
Зрелая личинка	73.43	13 32	10 27	2 36	0 175	0 1873
Куколка	74 41	12 44	10 24	2 82	0 205	0 1530
Оса	69 20	15 06	10 08	3 86	0 260	0 0980

На средний живой вес пчелы в 0 1189 г приходится в процентах углерода 7 21, водорода 10 48, воды 86 92, азота 0 93, золы 1, в сухом ее веществе азота 11 97, углерода 47.29, водорода 6 84, золы 7 09, кислорода вместе с серой и фосфором 28 81 (Зелинский).

Количество углерода, в процентах живого веса, равно у *Agelastica alni* 16 83, у *Aphis fabae* 14 71, у *Formica rufa* 16 24, у *Pieris brassicae* 19 41 (Виноградов), у саранчевых — от 14 9 до 15 67 для самцов и от 15 47 до 16.92 для самок, причем оно повышается по мере роста (Кунашева).

Для других элементов можно сопоставить следующие, в большинстве уже несколько устаревшие данные

¹ Это явление обычно указывается для кальция более легкий изотоп, Са₄₀, выделяется в скелете животного, а более тяжелый, Са₄₄, удерживается. На основе электрометрических измерений делается допущение, что силы обмена в живом организме могут вызывать дезинтеграцию также и легких атомов биогенных элементов — водорода, кислорода, азота, углерода, аналогичную радиоактивному распаду атомов тяжелых (Nodon и Cuvier)

К а л и й. Тело насекомого вообще очень богато калием, из чего видно, что этот элемент принимает в общем обмене весьма энергичное участие. Можно привести следующие количественные его определения, в процентах веса золы: у гусениц тутового шелкопряда 36 (Péligot) и 49 (Lenz), в его яйцах 29.5 (Péligot), у *Melolontha* 10.74 (Farsky), 13.48 (Словцов), 37.36 (Wolff, Funke и Dittmann), у экземпляров, погибших от голода, 17.30 (Словцов), у *Cantharididae* 14.97 (Kuebly), у *Melanoplus* 7.42 (Packard); или в процентах сухого веса тела: у *Lepidoderma* 1.75 (Jarvis), у личинок *Schistocerca paranensis* 0.80, у имаго 0.76, в яйцах 0.40 (Schroeder), у *Melanoplus* 1.20 (McHargue), в гемолимфе жуков и бабочек 4.06—4.20 (Griffiths); калия не оказалось в желтке яиц тутового шелкопряда (Тихомиров), в то время как хорион их содержит его сульфат и карбонат (Lavini); свободное едкое кали выделяется бабочкой *Dicranura vinula* при ее выходе из кокона (Latter). Лишь качественно калий обнаружен: у трутня пчелы (Aronssohn), гусениц бабочек (Mayer), в гемолимфе *Pieris* (Brecher), у *Melolontha* (Dingler, Fricker), в гемолимфе *Timarcha* (Carlier и Evans) и многих других насекомых (Muttkowski), у *Schistocerca paranensis* (Kuenckel), в гемолимфе *Blattella* (Haber), в покровах разных насекомых (Otier).

Н а т р и й. Натрий распространен среди насекомых всюду, но сравнительно с калием — в незначительных количествах; так, например, куколки *Phalera bucephala* дают в среднем 50.69 единиц окиси калия на единицу окиси натрия (Bunge); он часто наблюдается в экскретах, например в гиподерме в виде кристаллов урата у *Notonecta* и *Plea* (Poisson), в клетках жирового тела зрелых гусениц *Vanessa io* и *V. urticae* в виде урата (Hollande), в куколках *Pieris brassicae* в три раза больше, чем у *Phalera bucephala* вследствие его богатого содержания в листьях капусты (Bunge). Количественные определения в процентах веса золы: в гусеницах тутового шелкопряда 36 (Lenz), у *Melolontha* 3.39 (Farsky), 4.53 (Словцов), 5.66 (Wolff, Funke и Dittmann), у погибших от голода 6.72 (Словцов), у *Cantharididae* 2.84 (Kuebly), в гемолимфе жуков и бабочек 43.29—44.03 (Griffiths, данные сомнительны), у *Melanoplus* 5.08 (Packard), или 0.34% сухого веса тела (McHargue). Лишь качественно натрий обнаружен: у трутня пчелы (Aronssohn), в желтке яиц тутового шелкопряда (Тихомиров), у его гусеницы (Mayer), в гемолимфе *Timarcha* (Carlier и Evans), многих насекомых (Muttkowski), таракана-прусака (Haber).

К а л ь ц и й. Распространен всюду и часто в значительных количествах, особенно в виде экскретов в мальпигиевых сосудах в виде инкрустаций в коже (Keilin, Krueger, Leydig, Mueller, Poulton, Schuette, Mayet, Poisson, Pantel); в виде сферокристаллов углекислой соли в средне-кишечном эпителии пчелы и других насекомых, как продукт обмена, служащий для нейтрализации кислотности и активации ферментов (Koehler). Количественные определения в процентах веса золы: у гусеницы тутового шелкопряда 8.3 (Péligot), 5.92 (Lenz), в его яйцах 6.4 (Péligot), у *Melolontha* 13.41 (Farsky), 18.27 (Словцов), 2.86 (Wolff, Funke и Dittmann), у погибших от голода 11.60 (Словцов), у *Cantharididae* 19.05 (Kuebly), в гемолимфе жуков и бабочек 2.02—2.96 (Griffiths), у *Melanoplus* 13.26 (Packard); в про-

центах сухого веса: в яйцах *Schistocerca paranensis* 0.03, в личинках 0.02, в имаго 0.01 (Schroeder), у *Melanoplus* 0.36 (McHargue); в процентах живого веса: у личинок *Zygoptera* 0.84, у личинок *Sialis* 0.16, у личинок *Chironomus* 1.30 (Birge и Juday), у *Calliptamus italicus* $5 \cdot 10^{-2}$ (Виноградов). Лишь количественные определения даны для: трутня пчелы (Aronsohn), хориона яиц тутового шелкопряда (Lavini), их желтка (Тихомиров), гемолимфы *Pieris* (Brecher), *Melolontha* (Dingler), *Calandra* (Henry и Bounoure), *Blaps* (Hornung и Bley), гемолимфы многих насекомых (Muttkowski), *Schistocerca paranensis* (Kuenckel), покровов разных насекомых (Odier).

Магний. Распространен всюду, часто в довольно высоком содержании, зависящем, может быть, от вхождения этого элемента в состав пищеварительных ферментов (Frenzel). Количественные определения, в процентах веса золы: в гусенице тутового шелкопряда 9.3 (Péligot), 8.48 (Lenz), в его яйцах 10.3 (Péligot), у *Melolontha* 11.33 (Farsky), 1.97 (Словцов), 8.41 (Wolff, Funke и Dittmann), у погибших от голода 2.59 (Словцов), у *Cantharididae* 9.67 (Kuebly), у *Periplaneta americana* 0.012 (Rona, Парфентьев и Lippmann), в гемолимфе жуков и бабочек 1—1.16 (Griffiths), у *Melanoplus* 8.51 (Packard); в процентах сухого веса тела: в яйцах *Schistocerca paranensis* 0.37, в личинках 0.16, в имаго 0.32 (Schroeder), у *Melanoplus* 0.39 (McHargue); в процентах живого веса: у личинок *Zygoptera* 0.03, у личинок *Sialis* 1.12, у личинок *Chironomus* 0.46 (Birge и Juday). Лишь качественные определения: у трутня пчелы (Aronsohn), в хорионе яиц тутового шелкопряда (Lavini), в желтке их (Тихомиров), в гемолимфе *Pieris* (Brecher), у *Calandra* (Henry и Bounoure), в покровах *Blaps* (Hornung и Bley), в гемолимфе *Timarcha* (Carlier и Evans), многих других насекомых (Muttkowski), у *Schistocerca paranensis* (Kuenckel), в гемолимфе прусака (Haber).

Железо. Железо распространено всюду, но в общем в небольших количествах; особенно сосредоточено в гемоглобине (Harnisch, Kemnitz, Comas, Hungerford, Pause, Rollet), цитохроме (Keilin), миогематине (McMinn), вероятно в пигментах (Linden). Количественные определения в процентах веса золы: у гусеницы тутового шелкопряда 0.71 (Lenz), в его яйцах 0.004 (Rona, Парфентьев и Lippmann), у *Melolontha* 6.48 (Farsky), 5.53 (Словцов), 0.71 (Wolff, Funke и Dittmann), у погибших от голода 7.23 (Словцов), у *Periplaneta americana* 0.003 (Rona, Парфентьев и Lippmann), в гемолимфе жуков и бабочек 0.08—0.10 (Griffiths); в процентах сухого веса: у *Schistocerca paranensis* в яйцах 0.21, в личинках 0.16, в имаго 0.12 (Schroeder), у *Melanoplus* 0.11 (McHargue); в процентах живого веса: у саранчевых $7 \cdot 10^{-2}$ (Виноградов). Качественные определения: у пчелы (Aronsohn), гусеницы тутового шелкопряда (Péligot), в хорионе его яиц (Lavini), в гусеницах вообще (Mayer, Brecher), в *Calandra* (Henry и Bounoure), у *Blaps* (Hornung и Bley), *Timarcha* (Carlier и Evans), в гемолимфе вообще (Muttkowski), в частности прусака (Haber), у личинок *Sialis* (Birge и Juday), в покровах вообще (Odier). Отрывочные данные приводятся многими другими исследователями (Briones, Glaser и Chapman, Hopkins, Landois, Метальников, Schneider).

Медь. Медь найдена якобы во всех отрядах насекомых при исследовании 34 видов (Muttkowski); указана в теле пчелы (Aronsohn), прусака спектроскопически (Haber), для саранчевых и клопов *Pentatomidae* (Уваров), приводится для *Anomala vitis* в количестве 3.8 мг (Aron и Gralka) и для черного таракана в количестве 4.3 мг на 100 г живого веса (Giunti), для пчелы в $2 \cdot 10^{-3} \%$ живого веса (Виноградов); в процентах веса золы: для *Periplaneta americana* 0.00075; для яиц тутового шелкопряда 0.0006 (Rona, Парфентьев и Lippmann); меди особенно много в сброшенных шкурках насекомых (Melvin).

Фосфор. Присутствие фосфора обязательно во всех живых организмах; он входит, повидимому, всегда в состав пищеварительных ферментов (Frenzel). Количественные определения, в процентах веса золы: в гусенице тутового шелкопряда 29.00 (Péligot), 28.71 (Lenz), в его яйцах 53.80 (Péligot); у *Melolontha* 42.09 (Farsky), 31.63 (Словцов), 41.82 (Wolff, Funke и Dittmann), у погибших от голода 32.03 (Словцов), у *Cantharididae* 35.07 (Kuebly), у *Periplaneta americana* 0.25 (Rona, Парфентьев и Lippmann), в гемолимфе жуков и бабочек 3.21—3.61 (Griffiths), у *Melanoplus* 50.71 (Packard); в процентах сухого веса: у *Schistocerca paranensis* в яйцах 0.21, в личинках 1.40, в имаро 0.70 (Schroeder), у *Melanoplus* 1.19 (McHargue); в процентах живого веса: у *Lepidoderma* 0.16 (Jarvis), в «масле» из яиц *Schistocerca* 1.92 (Dubois), у осы *Vespa* $3 \cdot 10^{-1}$ (Виноградов), у личинок *Zygoptera* 1.50, у личинок *Sialis* 1.46, у личинок *Chironomus* 2.10 (Birge и Juday). Качественные определения даны для: трутня пчелы (Aronsohn), хориона яиц тутового шелкопряда (Lavini), их желтка (Тихомиров), гемолимфы гусеницы *Pieris* (Brecher), *Melolontha* (Dingler, Fricker), *Calandra* (Henry и Voynoure), *Blaps* (Hornung и Bley), гемолимфы *Timarcha* (Carlier и Evans), гемолимфы многих насекомых (Muttkowski), *Schistocerca paranensis* (Kuenckel), есть также много случайных показаний (Davis, Briones, Dubois, Flury, Fricker, Glaser и Chapmen, Lacaze-Duthiers и Riche, Pagnoul, Pantel).

Сера. Присутствие серы обязательно как составной части белка. Количественные определения в процентах веса золы: в гусенице тутового шелкопряда 1.9 (Péligot), 6.22 (Lenz), у *Melolontha* 11.12 (Farsky), 16.36 (Словцов), 1.28 (Wolff, Funke и Dittmann), у погибших от голода 16.59 (Словцов), у *Cantharididae* 1.00 (Kuebly), в гемолимфе жуков и бабочек 2.80—2.92 (Griffiths), *Melanoplus* 1.05; у него же в процентах сухого веса 0.38 (McHargue); в хорионе яиц тутового шелкопряда больше 4.40 в процентах золы (Verson). Качественные определения: у трутня пчелы (Aronsohn), в хорионе яиц тутового шелкопряда (Lavini), в их желтке (Тихомиров), в гемолимфе *Pieris* (Brecher), у *Calandra* (Henry и Voynoure), в гемолимфе многих насекомых (Muttkowski), много в надкрыльях светящихся щелкунов (Dubois).

Хлор. Хлор распространен всюду; значительно его содержание в гемолимфе, у *Dytiscus marginalis* 0.37, а у гусеницы *Cossus* $0.044 \frac{1}{10}$; но хлориды участвуют лишь в малой степени в молекулярной концентрации гемолимфы и в общем составляют от 4.2 до $30 \frac{1}{10}$ (Portier и Duval). Коли-

качественные определения в процентах веса золы: у гусеницы тутового шелкопряда 1.1 (Péligot), у *Melolontha* 0.38 (Farsky), 4.64 (Словцов), 0.36 Wolff, Funke и Dittmann), у погибших от голода 3.01 (Словцов), в гемолимфе жуков и бабочек 41.30—43.16 (Griffiths, числа недостоверны), у *Melanoplus* 1.76 (Packard). Качественные определения: у трутня пчелы (Aronssohn), гусеницы тутового шелкопряда (Lenz), в гемолимфе *Timarcha* (Carrier и Evans).

К р е м н и й. Кремний довольно обычен в составе тела насекомых. Количественные определения в процентах веса золы: у гусениц тутового шелкопряда 3.9 (Péligot), 0.57 (Lenz), у *Melolontha* 11.12 (Farsky), 1.73 (Wolff, Funke и Dittmann), у *Cantharididae* 14.90 (Kuebly), у *Melanoplus* 12.1 (Packard), у саранчевых и *Pentatomidae* от 6 до 14.7 (Уваров), в процентах сухого веса: у *Melanoplus* 0.60 (McHargue); в процентах живого веса: у *Lepidoderma* 1.66 (Jarvis), у личинок *Zygoptera* 0.54, у личинок *Sialis* 0.33, у личинок *Chironomus plumosus* 0.32 (Birge и Juday), у *Formica rufa* $2 \cdot 10^{-2}$ (Виноградов). Качественно кремний обнаружен: в зимних коконах *Hydromyza livens* (Schuette), в трутнях пчелы (Aronssohn), в хорионе яиц тутового шелкопряда (Lavini), у *Calandra* (Henry и Bounoure), у *Blaps* (Hornung и Bley).

М а р г а н е ц. Марганец указан в миллиграммах на 10 г живого веса: для *Gyrinus natator* 0.702, *Pieris brassicae* 0.248, гусеницы *Arctia caja* 3.248, гусеницы *Arctia villica* 1.219, *Tettigonia viridissima* 0.381 (Bertrand и Medigreceanu), у *Melanoplus* 0.008 % сухого веса (McHargue); в виде следов: для *Lytta vesicatoria* (Children) и в надкрыльях светящихся щелкунов (Dubois), в пчеле (Aronssohn), у *Blaps* (Hornung и Bley), у *Pentatomidae* до 0.47% веса золы (Уваров); в процентах живого веса: в среднем из 22 видов муравьев от $2.6 \cdot 10^{-3}$ до $6.6 \cdot 10^{-3}$, причем в качестве минимальных чисел — у *Odontomachus saevissimus* $1.0 \cdot 10^{-3}$, *Lasius flavus* и *Solenopsis fugax* $1.5 \cdot 10^{-3}$, и в качестве максимальных — у *Formica rufa* от $1.5 \cdot 10^{-2}$ до $6.5 \cdot 10^{-2}$, причем у последнего вида в брюшке до $3 \cdot 10^{-1}$, а вообще в теле до $1.47 \cdot 10^{-1}$ сухого веса (Виноградов, Виноградов и Неустроева); в процентах живого веса: у 26 видов разных отрядов от $2 \cdot 10^{-4}$ до $1.2 \cdot 10^{-2}$, например у куколок *Dendrolimus pini* $7.5 \cdot 10^{-4}$, у *Hyloecus pinastri* $2 \cdot 10^{-4}$, у 16 видов саранчевых в среднем $1.7 \cdot 10^{-3}$, от $1 \cdot 10^{-3}$ до $3 \cdot 10^{-3}$ (Виноградов).¹ Бабочка *Aphantopus* содержит много марганца (Harrison).

Ц и н к. Цинк обнаружен у пчелы (Aronssohn), у *Carabus auratus*, в количестве 0.181%₀₀, и домашней мухи (Delezenne), у прусака спектроскопически (Haber); количественно, в процентах живого веса, в теле пчелы указывается $4 \cdot 10^{-3}$ (Виноградов).

А л ю м и н и й. Обнаружен у пчелы в количестве 0.1 г на 4.23 г золы (Aronssohn), у личинок *Zygoptera* и *Sialis* качественно (Birge и Juday) и у прусака спектроскопически (Haber), также приводится для тутового

¹ Нельзя не остановить внимания на том, что максимальное содержание марганца у *Formica rufa* и минимальное у *Dendrolimus* и *Hyloecus* обнаружено у них при их общей приуроченности к хвойным деревьям, в частности к сосне; этот факт указывает на совершенно разную степень аккумуляции этого элемента из пищи.

шелкопряда и *Chironomus* (Yamamura). Содержание алюминия выше у жуков разноцветных вроде *Cetonia*, *Coccinella*, чем у черных вроде *Carabus*, *Hydrophilus* (Stoklasa).

Иод. Иод обнаружен у пчелы в количестве 0.009 мг на 4.23 г золы (Aronsohn), у личинок *Melolontha* в количестве 0.0025 мг на 1 г веса тела, у имаго 0.008 мг на экземпляр, и у домашней мухи 0.0001 мг на личинку (Caubel); свободный иод обнаружен в парообразных выделениях *Cerapterus quadrimaculatus* (Loman).

Мышьяк. Мышьяк найден в пчелах в количестве 0.00015 мг на 4.23 г золы (Aronsohn) и 0.0001 мг на пчелу (McIndoo и Demouth), в *Lepidoderma* 0.16% (Jarvis), но, вероятно, из мышьякового инсектицида; указывается в гемолимфе многих насекомых (Muttkowski).

Никель. На никель исследована только гусеница тутового шелкопряда, но с полной определенностью этого элемента в ее теле не обнаружено (Bertrand и Macheboeuf).

Бор. Бор обнаружен у личинок *Chironomus plumosus* и имаго *Tenebrio molitor* в неопределимо малых количествах (Bertrand и Agulhon).

Титан. Титан обнаружен только в теле прусака спектроскопически (Haber).

Свинец. Обнаружен в виде следов в гемолимфе нескольких насекомых (Muttkowski).

Фтор. Фтор указан, под сомнением, для золы из пчелы (Aronsohn).

Радий. Содержание радия в теле *Chorthippus* (в процентах) определяется от $8.7 \cdot 10^{-13}$ до $1.4 \cdot 10^{-12}$.

§ 8. Литература по элементарному химическому составу. — Бергман, Г. Zur Frage der chem. element. Zusammensetzung der Insekten, etc. ТрБиогеохимЛаб, II, 1932 : 31—43.

Виноградов, А. Марганец в насекомых. ДоклАкадНаук СССР, 1929 : 227—230. Sur la déterm. de l'eau, du carbone et de l'azote dans les organismes d'insectes. Мém-AcadSciUkraine, XI, 1930 : 369—380.

Хим. элем. состав организмов и период. система Д. И. Менделеева. ТрБиогеохимЛаб, II, 1933; Природа, 1933. Марганец в насекомых, Formicidae. ДоклАкадНаук СССР, 1937 : 357—359. Виноградов, А. и Неуструева, М. Марганец в насекомых. ibid., 1930 : 127—132.

Дирш, В. Геохим. константы v и e некот. видов нас. ТрБиогеохимЛаб, III, 1935 : 49—60.

Зелинский, Н. Хим. этюд о пчеле. ИзвАкадНаук, (6) 1922 : 321; ИзбрТруды, II, 1941 : 610—615.

Кунашева, К. Определение углерода в некот. видах Acridiidae. ТрБиогеохимЛаб, II, 1932 : 27—30.

Леозин, М. Марганец в организме Bombyx mori L. УчЗапМоскПедИнст, II, 1936. Медь в организмах и ее содержание в тут. шелкопряде. Ibid, III, 1939 : 131—151.

Словцов, Б. 1904, 1909 см. § 57.

Тихомиров, А. Chem. Studien üb. die Entw. der Insekten Eier. ZeitPhysiol-Chem, IX, 1885 : 518—532, 566—567.

Уваров, Б. The ash content of insects. BullEntRes, XXII, 1931 : 453—457.

Аронсоhn, F. Sur la composition minérale de l'abeille. CRAcadSci Paris, CLII, 1911 : 1183—1184. Bertrand, G. et Agulhon, H. Sur la présence du bore dans la série animale. CRAcadSciParis, CLVI, 1913 : 732—735. Bertrand, G. et Macheboeuf, M. Sur la présence du nickel et du cobalt chez les animaux. Ibid, CLXXX,

1925 : 1380—1383. Bertrand, G. et Medigreceanu, F. Sur la présence du manganèse dans la série animale. Ibid, CLV, 1912 : 82—84. Birge, E. and Juday, C. The inland lakes of Wisconsin. BullWisconsinGeolNatHistSurvey, LXIV, 1922 : 222. The organic content of lake water. ProcNatAcadSci, XII, 1926 : 515—519. Brecher, L. Physiko-chem. und chem. Unters. am Raupen- und Puppenblute, etc. ZeitVerglPhysiol, II, 1925 : 691—713. Briones, N. Contribucion al estudio quimico del Margarodes vitium. ActSocSciChili, V, 1896 : 125. Bunge, G. Der Kali-, Natron und Chlorgehalt der Milch, etc. ZeitBiol, X, 1874 : 295—335.

Carlier, E. and Evans, C. Note on the chem. composition of the red-colored secretion of Timarcha, etc. CongrInternEntBruxelles, II, 1911 : 137—142. Caubel, Rech. et dosage de l'iode dans les tissus des invertébrés. BullMusHistNatParis, 1898 : 202—203. Children, J. Mémoire of the chem. composition of the corneous parts of insects, etc. ZoolJour, I, 1824 : 101—115. Comas, M. Sur l'origine des pigments des larves de Chironomus. CRSocBiolParis, XCVI, 1927 : 866—868.

Davis, J. A chem. analysis of white grubs and may beetles Lachnosterna, etc. JourEconEnt, X, 1917 : 41—44. Delezenne, C. Le zinc constituant cellulaire de l'organisme animal. AnnInstPasteur, XXXIII, 1919 : 68—136. Dingler, M. Schutz gegen Tiere. Neudamm, 1927. Dubois, R. 1898 cm. § 2.

Farsky, F. Zusammensetzung der Maikäferasche. ListyChem, V : 358—359. Flury, F. Ueb. die chem. Natur des Bienengiftes. ArchExpPathPharm, LXXXV, 1920 : 319—338. Frenzel, J. 1882, 1885, 1890 cm. § 57. Fricker, Ueb. Tötung und Verwendung der Maikäfer. JahrVerNaturkWürttemberg, XLI, 1885 : 46—48.

Giunti, M. Diffusione del rame nel regno animale. GazzChimItal, IX : 546. Glaser, R. and Chapman, J. The nature of the polyhedral bodies found in insects. BiolBull, XXX, 1916 : 367—384. Griffiths, A. On the blood of the invertebrata. ProcRoySocEdinburgh, XIX, 1892 : 118—130.

Haber, V. The blood of insects, etc. BullBrooklynEntSoc, XXI, 1926 : 61—100. Harnisch, O. Vergl. Studien über den Eisenstoffwechsel der Chironomidenlarven. VerhDeutZoolGes, XXX, 1925 : 96—104. Henry et Bounoure. Rech. analyt. sur les charançons du blé. JourPharm, XIII, 1827 : 539—545. Hollande, A. 1920, 1923, 1926 cm. § 57. Hornung, E. und Bley, L. Entom.-chem. Unters. des sogen. Mistkäfer Blaps obtusa. JourPraktChem, VI, 1835 : 257—269. Hungerford, H. 1922 cm. § 94.

Jarvis, E. Notes on the Queensland cane insects, etc. BullBurSugarExpStaQueensland, XVII, 1923 : 80—81. Jordan, E. 1913 cm. § 57.

Keilin, D. On the calcium carbonate and the calcospherites in the malpighian tubes and the fat body of dipterous larvae, etc. QuartJournMierSci, LXV, 1921 : 611—625. Kemnitz, G. Unters. üb. Stoffbestand und Stoffwechsel der Larven von Gastrophilus equi. VerhDeutZoolGes, XXIV, 1914 : 294—307. Unters. üb. den Stoffbestand und Stoffwechsel der Larven von Gastrophilus equi Clark, nebst Bemerkungen über den Stoffbestand der Larven von Chironomus. ZeitBiol, LXVII, 1917 : 129—244. Krueger, F. 1929 cm. Kuebly. Ueber den Aschenbestandteile der Canthariden. ZeitChem, 1886 : 447. Kuenckel d'Herculais, J. Emplas de las langostas como abono. AnalSocCientArgentina, XLVIII, 1899 : 368—377.

Lacaze-Duthiers, H. et Riche, A. 1854 cm. § 57. Landois, E. Ueb. die Funktion des Fettkörpers. ZeitWissZool, XV, 1865 : 371—372. Latter, O. 1892, 1895, 1897. Lavini, G. Observ. physiol. et chim. sur divers produits des vers-à-soie. MemAcadSciTorino, XXXVII, 1834 : 24—40. Lenz, L. (Ash analysis of silk worms). AllgLandForstZeit, 1867 : 125. Leydig, F. Ueb. Kalkablagerungen in der Haut der Insekten. ArchNaturg, XXVI, 1860 : 157—160. Loman, J. Freies Jod als Drüsensekret. TijdschrNederlDierkVer, (2), I, 1885—1887 : 106—108.

Mayet, V. 1896. McHargue, J. 1917 cm. § 132. McMunn, C. 1884—1887, cm. § 94. Mueller, G. Kalk in der Haut der Insekten, etc. ZeitMorphoOekol, III, 1924 : 542—566. Muttkowski, R. Copper: its occurrence and rôle in

insects, etc. TransAmerEntSoc, XL, 1921: 144—157. Copper in animals and plants. Science, LIII, 1921: 451—454.

O d i e r, A. Mémoire sur la compos. chim. de parties cornées des insectes. MémSoc-HistNatParis, I, 1823: 29—42.

P a c k a r d, A. Uses to which locusts may be put. FirstAnnRepUSEntComm, 1877: 319—384.

P a g n o u l, A. (Ueb. die Vertilgung and Nutzbarmachung der Maikäfer). JournAgrPrat, 1895: 741—742. P a u s e, J. 1918 cm. § 94. P é l i g o t, F. Etudes chim. et physiol. sur les vers-à-soie. CR AcadSciParis, XXXIII, 1851: 491—495; XXXIV, 1852: 278—282; LXI, 1865—876; AnnChimPhys, (4), XII, 1867: 445—463. P o i s s o n, R. Contrib. à l'étude des Hémiptères aquatiques. BullBiolFranceBelg, LVIII, 1924: 49—305.

P o r t i e r, P. et D u v a l, M. 1927 cm. § 94.

R o l l e t, A. 1861 cm. § 94.

S c h n e i d e r, R. Ueb. Eisenresorption in tier. Organen und Geweben. PhysikAbh-AkadWissBerlin, II, 1888: 1—68. S c h r o e d e r, J. Beitr. zur Kennt. der chem. Zusammensetzung der Wanderheuschrecke, etc. ZeitPflanzKrank, XIX, 1919: 13—18.

V e r s o n, E. La compos. chim. dei gusci nelle uova del figulello. BollMensBachic-Padova, 1884. Chem.-analyt. Unters. an lebenden Puppen, Raupen und Schmetterlingen. ZoolAnz, XIII, 1890: 558—558.

W o l f f, E., F u n k e, W. und D i t t m a n n, C. Versuche über das Verdauungsvermögen der Schweine, etc. LandwVersStat, XIX, 1876: 241—313.

Y a m a m u r a, Y. Chem. study of food organisms for fish. BullJapSocFish, III, 1935: 357.

Глава IV

ПИЩЕВОЙ ОБМЕН ИЛИ ПИТАНИЕ

§ 9. Вводные положения. — Понятие о вводимых организмом в себя веществах — *п и щ е* — должно включать в себе представление об их способности освобождать энергию и служить новообразованию вещества тела. Организм строит свое тело и почерпает свою энергию из веществ среды, получающих ее от Солнца; животное берет свою энергию от растения; зеленый лист, разлагая углекислоту, запасает в себе потенциальную энергию от Солнца, которую при обратном соединении углерода с вездесущим кислородом обращает в кинетическую; соединяя углерод с водой, растение строит углеводы, которые являются исходными веществами для дальнейшего построения из них всех других пищевых веществ. Способность зеленого растения к синтезу органических веществ из неорганических именуется *а в т о т р о ф н о с т ь ю*; *г е т е р о т р о ф н ы е* существа, к которым относятся почти все животные, не способны к этому.¹ Организация животного — это построение механических приспособлений для создания наивыгоднейших условий к использованию освобождающейся энергии обмена; питание доставляет в виде сырых веществ материал для роста и производства энергии; пищеварение имеет задачей передать это питание клеткам в растворенной и приемлемой для них форме (*Snodgrass*). Явления питания мысленно расчленяются: на центральный процесс *у с в о е н и я* или *а с с и м и л я ц и и* организмом веществ внешней среды в вещества его собственного тела; на подготовительный к нему процесс расщепления и обработки пищевых веществ для подготовки их к усвоению — *п и щ е в а р е н и е*; на процесс *в с а с ы в а н и я* продуктов пищеварения; на следующий за ассимиляцией процесс расходования самих веществ тела и его резервов или *д и с с и м и л я ц и и*, сопровождающейся выделением энергии, работы и образованием отработанных продуктов, отходов, и на процесс выделения — *э к с к р е ц и и* этих отходов из организма.

Своеобразными чертами питания у насекомых, особенно у форм с полным превращением, можно счесть: во-первых, расчленение процессов питания во времени и приурочение некоторых из них к определенной фазе существования; во-вторых, смену или чередование режимов, часто ката-

¹ Тем не менее мысль о фотосинтезе у животных не исключается принципиально, и попытки обнаружить его делались и у насекомых (§ 91).

строфически резкую от одной стадии метаморфоза к другой; в-третьих, часто полное отсутствие приема пищи — а ф а г и ю у половой фазы; в-четвертых, замедление процессов у куколочной фазы, иногда чрезвычайное, когда эта задержка длится годами. Личиночную фазу можно назвать «фазой пищеварения и накопления резервов по преимуществу», фазу куколочную — «фазой потребления резервов и ассимиляции», всецело лишенной процессов пищеварения, а фазу половую — «фазой по преимуществу потребления всех запасов тела и диссимиляции».¹ Перерывы и смена процессов питания обусловлены метаморфозом, и едва ли доказуема между этими явлениями обратная зависимость: и при недостатке питания или искусственном голодании явления метаморфоза все же наступают и развиваются, хотя и при удлинении их сроков. Перерывы обусловлены: включением стадий покоя или д и а п а у з, линьками и нимфальными периодами, когда прием пищи прекращен.

Половозрелое насекомое часто оказывается приуроченным к совершенно иному, чем у личинки, пищевому режиму, причем количественно питание имаго оказывается часто ничтожным по отношению к питанию личиночному и может быть названо поэтому лишь «дополнительным» к последнему. Нередко же, как сказано, это дополнительное питание и совершенно отсутствует, при отсутствии у имаго органов приема пищи.

Строгое разделение пищевых веществ на основные или главные и дополнительные или придаточные не обосновано: каждая составная часть пищи подвергается в организме физическим и химическим изменениям и производит на него более или менее обширные воздействия, которые едва ли когда-либо могут быть оценены как добавочные; рациональнее между составными частями пищи различать «синергические» и «антагонистические» (Berczeller и Wastl). Так, у жуков-слоников, листоедов и хищников имагинальное питание часто совпадает с личиночным и имеет свою совершенно полноценность; у других *Holometabola* имагинальное питание становится одно сторонним, неполноценным и большей частью углеводным, например у чешуекрылых, двукрылых, или с примесью белка, например у пчелиных, или, наоборот, совершенно белковым, например у кровососущих двукрылых.

Процессов ассимиляции, диссимиляции и экскреции не может быть лишена, конечно, ни одна из фаз; но, как уже упомянуто, при покое куколки, иногда многолетнем, эти процессы явно заторможены и доведены до минимума. Наконец общеизвестно, что чередование периодов питания и смена режимов иногда не ограничиваются индивидуальным метаморфозом особи, но расширяются также и на разные поколения жизненного цикла, что наблюдается, например, у тлей при характерных для них явлениях миграции и гетерогонии.

§ 10. Пищевые вещества. — П и щ е в ы м и или питательными веществами, необходимыми животному для развития деятельности в присущих ему объеме и сроках, являются лишь определенные вещества из окружающей его среды; они идут и на его построение — вещества п л а с т и-

¹ Развитие пищеварения у половой фазы, сопряженное с полным развитием ротовых частей и пищеварительного канала и значительной длительностью жизни этой фазы, можно считать обусловленным постметаморфным развитием половых продуктов, на которое идет много имагинального времени.

ческие, и на производство им энергии — энергетические. Физиологические представления, выработавшиеся с конца прошлого столетия, давали для перечисления этих веществ сильно обобщенную и упрощенную формулу: пищевыми являются вещества, входящие в состав самого животного организма — органические или близкие к ним — вода, соли, белки, жиры, углеводы. Эта формула основывается преимущественно на исчислении баланса энергетических единиц прихода и расхода: энергетические потребности должны покрываться калорийной ценностью пищи; но указанная формула вытекала из недостаточного круга наблюдений.¹ За ней возникло представление о добавочных питательных веществах, не имеющих ни пластического, ни энергетического значения, — витаминов, совершенно ничтожное количество которых тем не менее полностью регулирует возможность питания и жизни; а затем накопилось огромное число фактов, указывающих на бесконечное разнообразие обязательных режимов питания, не подводимых под эту формулу, по крайней мере в той ее части, которая требует установления количественного отношения между ингредиентами пищи; при этом оказалось, что режимы нельзя свести только на количественные различия между этими ингредиентами. В частности, многие случаи резко выраженной олигофагии и особенно монофагии (§ 12), часто высоко специфичные, также указывают, что круг «нужных» для жизни веществ не ограничивается приведенной общей формулой и что за ее пределами, с добавлением к ней витаминов, вероятно, лежит еще неопределимо большой круг веществ, необходимых для полноты специфического питания. Тем не менее, практически можно считать вполне установленным, что вещества питания для животного организма должны включать в себе те же группы соединений, что и его тело, то есть белки, жиры, углеводы, соли и воду, и что в то же время всякое животное, а в том числе и насекомое, черпает органическую пищу только из мира растительного или непосредственно, или посредственно — через организм другого животного; из тех же источников оно получает и неорганические вещества — соли, а частью и воду, равно как и те дополнительные или вспомогательные вещества, которые получили название витаминов.

Что касается того круга органических веществ и объектов, из которых насекомое черпает свои пищевые вещества, то можно без преувеличения сказать, что этот круг веществ, дающих пищу насекомым во всем объеме этого класса, охватывает чуть не все органические вещества суши, растительного и животного происхождения, живые и не живые. Растительноядные насекомые не щадят ни одного растения и ни одного его органа, находя себе питание и в нектаре цветов, и в нежном мицелии грибов, и в твердом материале годами высохших деревянных изделий людских жилищ; плотоядные их формы, от хищников до паразитов и трупоедов, используют, может быть, всю массу животных, наземных и пресноводных, до человека включительно; сапрофаги и копрофаги потребляют разный детрит, растительный и животный, в различных степенях его разложения, вплоть до перебродивших фекальных жидкостей выгребных ям, и утили-

зируют вещества, уже раз подвергшиеся пищеварению других животных групп.

Совершенно необычайные пищевые вещества указываются в следующих случаях. Личинки мухи *Psilopa petrolei*, живущие в нефтяных лужах, предположительно расщепляют углеводы нефти (Thorpe) или ее кислоты (Ходаков) при помощи бактерий в их кишечнике (Thorpe, Lieske), но, повидимому, при обязательном присутствии в нефти трупов других насекомых, в ней погибших (Thorpe). Жучок *Trigonogenius globulatus* способен развиваться на осадке в бочках из-под вина, состоящем почти нацело из битартрата калия, хотя на чистом битартрате он и не выживает, а также, и еще лучше, развивается на изюме и овсяной муке (Scott). Сделаны опыты выведения мух *Chrysomya megacephala* и *Lucilia sericata* на человеческой моче; развитие в ней личинок зависит от температуры, концентрации мочи и содержания в ней кислорода (Hoepply и Watt). Свообразным питательным веществом является студневидная масса — spermatophylax, выделяемая самцами многих прямокрылых вместе с оболочкой сперматофоров, вероятно их придаточными железами: самки после спаривания почти всегда поедают его (Болдырев); за время поедания этого вещества семя успевает перейти в половые протоки самки. Позволительно сопоставить это явление с явлением гипергамеза у клопов (Berlese), при котором семенная жидкость, введенная в тело самки при копуляции, идет на образование резервов жирового тела и рост половых продуктов (Berlese, Ribaga; § 48).

Наконец, существуют насекомые, питающиеся специально изготовленной ими пищей; таковы, например, личинки домашней пчелы, получающие «молочко» и «царскую кашку», состоящую из выделений глоточных желез рабочих и переваренной пыльцы и очень богатую белками и жирами; матка получает ее в течение всей жизни (Henneberg, Planta, Nelson, Sturtevant и Lineburg, Snodgrass, Parker, Bertholf; §§ 25 и 42). Так называемая «питательная» слюна или стомодеальная пища термитов аналогична по назначению «царской кашке» пчел, но на ее состав нет никаких указаний, кроме разве того, что у особей, питающихся этой слюной своих сожителей, нет в кишечнике симбиотических *Protozoa* (Cleveland). Искусственную пищу заготавливают для себя муравьи *Messor*: они сушат выгрызенную из семян ткань зародыша, превращают ее в нечто вроде теста и снова сушат последнее на солнце; вероятно, в дальнейшем участвуют грибки, может быть, *Aspergillus* (Neger), хотя по другим сведениям, в этой массе нет грибков и не происходит брожения (Emery).

Личинки мух *Glossina*, развивающиеся уже в теле матери, питаются выделениями особых желез; это «маточное молоко», представляющее собою вид эмульсии с жировыми каплями и частицами белка, перевариванию в кишечнике личинки уже не подвергается: жировые капли непосредственно поглощаются эпителиальными клетками кишечника, а белковые зерна остаются взвешенными и усваиваются лишь куколкой; личинка же питается как бы только жиром (Roubaud). Аналогичный состав представляет «маточное молоко», которым питается личинка *Melophagus*; она заглатывает его в больших количествах, и им обыкновенно растянута ее средняя кишка (Leuckart, Pratt); впрочем, картина питания этой личинки рисуется также и совершенно иначе: личинка заглатывает будто бы не выделения «молочных» желез, а обильный запас смеси из семени самца и выделений его придаточных половых желез, которая накапливается в «матке»

самки после повторных совокуплений; переваривания этой своеобразной пищи якобы не происходит: она проходит сквозь стенки кишки и усваивается прямо жировым телом; секрет же «молочных» желез служит для смазывания рождающейся куколки (Berlese).

Необходимо отметить, что видимая пища часто не соответствует пище истинной. Так, насекомые, грызущие древесину, например жуки-дровосеки, короеды, потребляют не столько ее, сколько мицелий пронизывающих ее грибов; жуки-навозники питаются не столько растительными остатками в помете и навозе, переваривая их вторично, сколько заключающимися в помете животными экскретами: слизью, желчными продуктами, а также массой бактерий и инфузорий, содержание которых достигает в экскрементах позвоночных огромных величин; впрочем стерилизация от бактерий пищи навозника *Geotrupes* не отзывается на его питании (Vaternahm).¹

Пища, состоящая из всех указанных составных ее частей — белков, углеводов, жиров, витаминов и солей, считается полноценной, и эта полноценность соблюдается всегда; приводившиеся же примеры питания неполноценного оказались кажущимися, — это случаи питания лишь крайне одностороннего при чрезвычайном количественном преобладании одной из составных частей полноценной пищи, так: гусеница восковой моли *Galleria* не выживает на чистом, беспримесном воске; гусеница моли *Tinea* не растет на чистом кератине волос; тли, получающие из сока растений как-будто лишь одни сахара, на самом деле все же всасывают с ними незначительное количество жиров и белков; в еловой древесине, питающей личинок жуков-дровосеков, все-таки находится 0.04% белка (Czaprek);² можно сказать, что в природе не бывает «чистых» белков, жиров или углеводов (Jordan).

В связи с указанным требованием полноценной пищи, произведены опыты выращивания насекомых на пище искусственной, синтетической, иногда неполноценной.³ Так, опыт выкармливания личинок *Drosophila* на искусственном субстрате из сахарозы и солей без азота (Loeb) оказался безуспешным: понадобилось добавление виннокислого аммония и дрожжей (Baumberger). Для ее культур удобна питательная среда из воды, агара и кашицы из бананов; на подобной среде развитие идет даже лучше, чем в норме (Pearl, Allen, Penniman); полноценная пища для нее состоит, в граммах: из пептона 1, глюкозы 1.5, трибутирина 2 капли, KCl 0.2, Na₃PO₄ 0.2, MgCl₂ 0.4, CaH₄(PO₄)₂ 0.1, FeCl₂ 0.01, уксусной кислоты 1 капля, воды 100, с прибавкой вытяжки из дрожжей (Guyénot); другой рецепт,

¹ Для весьма многих форм указывается как субстрат питания растительный или животный «детрит»; это выражение совершенно неопределенно; вероятно и в таких случаях дело заключается в потреблении микробов.

² Повидимому, вследствие крайне малого содержания древесиной питательных веществ, период роста питающихся ею насекомых растягивается на два года и более.

³ Эти опыты охватывают слишком малое число видов, чтобы из них можно было сделать сколько-нибудь общий вывод; кроме того, применялись искусственные среды для вывода насекомых с посторонними, генетическими целями.

в граммах: виноградного сахара 0.5, лимонной кислоты 0.05, тростникового сахара 0.5, виннокислого аммония 0.1, K_2HPO_4 0.005, $MgSO_4$ 0.005, воды 3 (Loeb). Или то же для *Drosophila* два раствора, в граммах, раствор А — сахарозы 500, сегнетовой соли $KNaC_4H_4O_6$ 4, H_2O 50, $(NH_4)_2SO_4$ 12; $MgSO_4$ 7, H_2O 3, $CaCl_2$ 1.5, воды 3000; раствор В: агар-агара 135, винной кислоты 30, K_2HPO_4 6, воды 3000; оба раствора смешиваются поровну (Pearl). Испытана также смесь, свободная от сахаров, из агара, дрожжей и 0.2% 6-й пировиноградной кислоты; последняя не может быть удалена или заменена другими кислотами — янтарной, молочной, муравьиной, винной или уксусной — и, следовательно, является специфическим источником питания (Nemeth). Далее *Drosophila* развивается на неуклеопротеидах из дрожжей с прибавкой углеводов (Baumberger); нормальное ее развитие получается также на печени, панкреатической железе, почках; ненормальное — на селезенке, сердце, мышцах, крови, надпочечниках, щитовидной и зубной железах (Northrop).

Для *Calliphora vomitoria* оказалась наиболее подходящей следующая среда: 5% 6-го пептона 25 куб. см, мясного экстракта 2 г, крахмала 3 г, $Ca(NO_3)_2$ 0.02 г, $MgSO_4$ 0.03 г, $MgCl_2$ 0.03 г, KH_2PO_4 0.14 г, KCl 0.02 г, KOH 0.07 г, $NaOH$ 0.25 г, 5% 6-го Fe_2Cl_6 капля; но эта среда, равно как и другие, была совершенно недостаточна в стерильных условиях; прибавление трипсина ускоряло рост; прибавка сахаров и жиров была безразлична (Богданов). Для личинок *Lucilia sericata* из стерилизованных яиц подходящей пищей в стерильных условиях является смесь технического казеина и агара; лучшие результаты дают очищенный казеин с прибавлением солей, крахмала и масла или печеночной ворвани; прибавление к этой смеси цистина дает смесь, равноценную естественной пище (Michelbacher, Hoskins и Herms). Для личинок *Rhagoletis* наилучший эффект дает смесь из воды с медом с прибавкой 5% 6 дрожжей (Fluke и Allers). Полноценной пищей при выводе мух *Sarcophaga*, *Phormia*, *Lucilia*, *Chrysomya* служит бульонный агар (Shannon). Личинки домашней мухи и жигалки *Stomoxys* разводятся и дают мух на смеси сахара, крахмала и бульона или кровяной сыворотки (Glaser).

Тараканы, хотя и выдерживают довольно долго совершенно безазотное питание, но при этом не увеличиваются в весе, и по мере уменьшения азота в пище замедляется и их рост; обратно, на чистом альбумине они гибнут от недостатка углеводов (Zabinski). Полноценная пища для прусака и черного таракана состоит, [в процентах], из: яичного белка 18, крахмала 56, сахарозы 20, агара 2.3 и смеси солей (по McCollum и Simmonds) с прибавлением витаминов; для прусака годится также среда из гликокола 15, крахмала 61, сахарозы 20 и солей 4, хотя на ней он сильно запаздывает в развитии (Zabinski).

Личинка *Dermestes vulpinus* разводится на среде из казеина, цистина, холестерина и дрожжей; совершенно необходим витамин В дрожжей; солей в этих последних достаточно для нормального развития (Gay). Цикадка *Eutettix tenellus* живет на чистом сахаре до 200—300 часов и синтезирует из него жиры, но затем наступает белковое голодание (Fulton).

и Chamberlin). Возможно воспитание *Tribolium confusum* на синтетических средах (Charman); вполне удачными оказались и опыты с озимой совкой (Кожанчиков).

Взрослые комары *Culex*, *Anopheles* и *Aedes* пьют обработанную лимонной кислотой кровь, если ее подсластить медом (McGregor и Lee); оба пола *Anopheles* пьют в неволе сахарную воду и грушевый сок; самки даже предпочитают эту воду крови (Genna); самец *Aedes aegypti* также пьет кровь (Malcolm). При кормлении *Anopheles* водой, сладким раствором или дефибринованной кровью все эти жидкости небольшими порциями перегоняются из зоба в среднюю кишку, задний сфинктер которой при этом не закрывается, а перистальтика не прекращается, и выводятся неизмененными наружу; впрочем, кормление сахарным сиропом поддерживает жизнь комара и ведет даже к накоплению жира (Алмазова, Долматова).

[В и т а м и н ы. — Изложение вопроса о витаминах, называвшихся «дополнительными» или «вспомогательными» веществами питания, но на самом деле являющихся химическими агентами регуляции всего пищевого обмена, отнесено в главу о регуляциях].

§ 11. Пищевые режимы. — Пищевые режимы и их специализация у насекомых разнообразны до крайности: громадное большинство организмов и органических веществ животного или растительного происхождения имеет каждый и каждое среди насекомых своего специального потребителя.

Предложена (Spreyer) между прочим следующая схема терминологии пищевых режимов. А н а д о м и я охватывает питание всех растений, м е т а д о м и я — питание животных; питание последних делится на: м е р о д о м и ю — питание продуктами распада и выделения, с ее подразделениями на к о п р о ф а г и ю и э к к р и н о ф а г и ю — питание молоком, с а п р о ф а г и ю — растительными трупами, з о о с а п р о ф а г и ю — животными трупами, и к а т а д о м и ю — питание живым или свежееубитым веществом — с ее подразделениями на ф и т о ф а г и ю и с а р к о ф а г и ю; последняя делится на н е к р о ф а г и ю, х о л о ф а г и ю — питание паразитов, парализующих жертву, и б и о ф а г и ю — питание паразитов собственно. В частности, для растительных режимов считают нужным (Voigt) ввести еще следующие Термины: э й ф а г и ю — «нормальное» питание определенным рядом растений, о л и г о ф а г и ю — питание рядом близких растений, к с е н о ф а г и ю — когда при «нормальном» первичном растении существует вторичный субстрат, и о р г а н о к с е н и ю — необычное питание другими частями растения. К сожалению, как уже указано, при определении режима обычно мало обращается внимания на истинный субстрат питания, заключенный в видимой массе пищевого вещества, например: насекомых делят чисто внешне на фитофагов и плотоядных, не вникая ближе, что именно потребляется из растения или животного; поэтому и применение терминов в с я д н о с т ь, м н о г о я д н о с т ь, о д н о я д н о с т ь — п а н т о -, п о л и -, о л и г о - и м о н о ф а г и я — далеко не всегда точно и еще реже вполне обосновано; так, полифагия *Drosophila* лишь кажущаяся: эти мухи живут только на счет дрожжей, но дрожжи могут развиваться на любом способном к брожению субстрате (Уваров).

Можно бы составить огромный ряд примеров специализации режимов, начиная со строгой з о о м о н о ф а г и и — паразитов лишь на одном виде хозяина или муравьиных маток, питающихся сами, при основании новой колонии, и кормящих своих личинок только собственными яйцами (Adler, Forel, Hueber), ф и т о м о н о ф а г и и — растеньеядных форм, приуро-

ченных исключительно к данному виду растения, через зоополифагию — плотоядность на счет многих животных видов, и фитополифагию — вегетарианство на многих растениях, затем через полифагию — смешанный режим, к полной всеядности — пантофагии, иногда даже безусловной, например у кухонных тараканов или, особенно, у термитов, пропускающих даже собственные экскременты через свой кишечник неоднократно, хотя и предпочитающих экскременты свежие.

В отдел фитофагов входит необозримое множество насекомых; едва ли существует наземное растение, лишненное своего потребителя из их числа; способы получения пищи из растений и природа самой пищи, извлекаемой из растения, в высокой степени различны. Из листьев грызущие их насекомые извлекают по качеству разную пищу: гусеница тутового шелкопряда извлекает из них преимущественно белки и сахара (Acqua), крахмал же едва ли составляет ее главную пищу (Kawase), и вообще гусеницы чешуекрылых питаются, главным образом, белками клеток, жиры же и масла их, хотя и поглощаются, но не используются (Hering). При этом нельзя не обратить внимания на то, что разное пищевое значение имеют также и различные части одного растения и те же части в разном их возрасте, что значение это не только питательное, но через него и общее: для половой жизни, ее сроков, потомства, ибо химический состав растения не может быть взят в его целом и для одного срока (Painter). Так, в частности, при разведении тутового шелкопряда и оценке пищевой ценности тутового листа нельзя упускать из вида, что пищевые вещества в нем в разное время дня и особенно года, по крайней мере количественно, различны (Демяновский, Péligré, Maillot и Lambert); поэтому насекомые, принимающие пищу днем и ночью, хотя бы и с одного растения, получают разную пищу (Sacchi); то же установлено для листьев тутового дерева в разные сезоны и с разных ветвей: фосфорная кислота в их золе составляет в апреле 30.9, а в июне 1.2% (Maillot и Lambert). Динамика изменений веществ тутового листа в применении ее для рациональной выкормки шелкопряда изучена по сезонам и часам дня (Péligré, Kellner, Sestini, Pigorini, Hiratzuka, Yoshimura, Демяновский, Гальцова, Рождественская); последние три автора сопоставили данные по pH листа и гемолимфы гусеницы. Для повышения перевариваемости и усвояемости предлагается автолизированный корм в виде листа, выдержанного в холодной или кратковременно в нагретой до 50° воде (Поярков).¹ В случаях минирующих гусениц и личинок пища, получаемая из клеток только палисадной или только губчатой паренхимы, имеет химические различия, ибо палисадная паренхима служит для ассимиляции и богата одними углеводами, а губчатая служит для циркуляции и углеводы в ней другие, равно

¹ Поучительно наблюдение, что при кормлении шелкопряда цельными листьями скорцонеры, с жилками, при pH в 5—6.10 выведение его не удастся: необходимо для этого выделить мякоть листа с pH в 6.20 до 6.70; но коконы и нить в них получаются худшего качества, которое можно улучшить дачей листьев шелковицы незадолго до заивки кокона (Демяновский, Гальцова и Демяновская).

как и белки (Hering); из этого следует, что даже на пространстве одного листа и в данное время питательные вещества могут быть существенно различны; обратно, разные способы минирования листа могут повести к разным результатам: гусеница *Lyonetia clerckella* отрезает минами целые участки листа, в которых уже накапливаются продукты ассимиляции (Schneider-Orelli).

Сосущие на листьях насекомые то прокалывают хоботком клеточные стенки, то пропускают его лишь по ходу межклеточных пространств и сосудистых пучков, что создает большие различия в их питании (Davidson, Buesgen, Zweigelt, Smith): для тлей отмечается дефицит белка и избыток сахара; последний не потребляется и выбрасывается в составе медвяной росы (§ 103). Стенки галлов, производимых тлями, химически сильно различаются от листьев того же растения: в них много золы, серы, фосфора, калия и меньше сахаров, особенно сахарозы, также полисахаридов, но больше глюкозы и глюкозидов, также больше и азота, хотя и в мало усвояемой форме (Molliard); впрочем из всего этого нельзя (Zweigelt) сделать вывода, будто галловые тли питаются лучше стеблевых и листовых (Kuester, Molliard).

Мир грибов и особенно водорослей включает в себе среди насекомых число потребителей меньшее, чем высшие растения; тем не менее очевидно, что богатые белками мицелий и плодовые тела грибов часто служат поставщиками азотного питания для тех насекомых, которые живут на бедной белками пище.¹ Так, специальные случаи фитофагии представляет питание насекомых культивируемыми ими самими грибами в грибных садах из *Volvaria* и *Aegerita* (Raut) у термитов, из *Rhizites* у муравьев, затем культивирование грибов *Monilia*, *Endomyces*, *Ceratostomella* разными жуками из *Bostrychidae* в их ходах.

Вопросу о культивировании грибов — амброзии — посвящена значительная литература, охватывающая жуков (Hubbard, Hopkins, Neger, Baumberger, Germer), термитов (Petch, Wheeler), муравьев (Wheeler, Bequaert), мушек *Cecidomyidae* (Schneider-Orelli, Neger), рогохвостов (Francke-Grosmann). Грибная флора в колониях термитов *Calotermes minor*, *Reticulotermes hesperus* и *Zootermopsis angusticollis* состоит из 33 видов грибов и 20 неспороносных форм; наиболее обычны *Penicillium* и *Trichoderma*; ни один вид не специфичен для вида термита; все они представляют главное средство питания термитов (Hendee). Для короedов амброзимальные плесени, повидимому, не безусловно необходимы (Grossmann). В ходах *Sirex* грибки присутствуют всегда, но не дают разражений на их стенках, а пронизывают слои древесины (Buchner).

Питание водорослями характерно, конечно, для водных форм насекомых и наблюдается, главным образом, на личинках комаров, причем использование ими водорослей оказывается весьма различным (Howland). Водные жуки *Halipidae* являются одновременно и хищниками и фитофагами, ибо питаются также водорослями, харовыми и иловым детритом (Pearce). Из наземных форм специальной пищей термита *Eutermes monoceros* отмечены водоросли и лишай (Schuebel).

¹ Потребность в белках в гнездах муравьев-листорезов покрывается отчасти поеданием собственных яиц, личинок и куколок, но, главным образом, белками грибов, разводимых в их грибных садах (Goetsch).

Далее несомненно, что непосредственную пищу для многих насекомых представляют различные дрожжи, развивающиеся на растительном материале, а вместе с ними и бактерии; таковы, например, личинки *Siegomyia fasciata*, живущие исключительно за счет бактерий при отсутствии всякого другого пищевого материала (Atkin и Vacot); более чем вероятно, что многие почвенные насекомые также живут за счет богатой почвенной флоры бактерий. Сапрофаги на растительных и животных веществах принципиально и по внешности субстрата разъединяются, хотя, в сущности, и те и другие питаются преимущественно микробами в разлагающихся веществах и являются, таким образом, микрофагами. Разлагающиеся плоды представляют пищу для *Drosophila* лишь постольку, поскольку они содержат в себе дрожжевые клетки и других микробов, для которых разлагающийся плод является субстратом; впрочем, личинки долговечнее на этих дрожжах в плодах, но не на искусственных средах с дрожжами; с другой стороны, они развиваются и на сушеных мертвых дрожжах (Northrop): бактерии, грибки, ткань *Agaricus campestris* также являются пищей *Drosophila*, — последняя даже лучшей, чем высушенная и стерилизованная ткань банана (Baumberger). Вообще *Drosophila*, кажущиеся сапрофагами и полифагами, в сущности являются, очевидно, монофагами на дрожжах и инфицируют последними всякую подходящую для дрожжей питательную среду (Loeb и Northrop), которая является для них лишь добавочным пищевым материалом; после стерилизации пищи личинки замедляют свой рост и не доходят до окукливания (Guyénot, Delcourt и Guyénot, Loeb и Northrop, Northrop, Baumberger). Личинки *Miasor*, живущие под гнилой древесной корой, также питаются не веществами дерева, а живущими там же микробами; их можно разводить на культурах этих микробов на агаре, но они не живут на стерилизованной коре (Harris). Личинки *Sciara*, буравящие древесину, зараженную сухой гнилью, едят именно грибки этой гнили, но не древесину (Baumberger). Личинки мясных мух, по прежним данным (Fabre), якобы выделяют на мясо протеолитические ферменты, которые переваривают и разжижают его; однако это последнее производят, очевидно, бактерии, ибо на стерилизованном мясе личинки гибнут (Богданов, Guyénot, Baumberger); впрочем такое утверждение оспаривается, и бактерии признаются необходимыми не безусловно (Wollmann; § 48). Личинки мухи *Desmometopa M-nigrum*, нормально питающиеся гнилой рыбой, живут и на дрожжах, указывая этим на то, что истинной пищей являются именно микробы на рыбе.

Копрофагия точно так же может быть признана в большинстве случаев лишь условно и бывает несомненно, в зависимости от состава и возраста навоза и экскрементов, в высшей степени различной. Личинки домашней мухи развиваются на самых разных экскретах и вообще на разлагающихся веществах, лишь бы они находились в состоянии брожения (Hewitt), и никогда не развиваются на пищевом материале без микробов, которые, в сущности, и представляют их пищу (Baumberger). С другой стороны, личинки *Geotrupes* являются истинными копрофагами, которые могут жить и на стерилизованном навозе (Vaternahm).

В разделе форм плотоядных было бы рациональнее совместить в одну группу и наружных и внутренних паразитов и кровососов: физиологически, по образу их интимного питания, в них много общего: и те и другие почерпают пищу преимущественно из полостных жидкостей своих жертв; вообще в основу деления полагается больше способ добывания пищи, чем она сама (Уваров).

Если явления полифагии вообще и пантофагии, иногда соединенной даже с каннибализмом, как, например, у *Carabus*, *Mantis* и термитов, в качестве явлений широко распространенных, не привлекают к себе особого внимания и представляют как бы обычное «приспособление» к более обширному кругу пищевых веществ, то, наоборот, случаи монофагии или гомофагии (Jordan), иногда в высокой степени исключительной, обращают на себя внимание: они являются случаями крайней специализации пищеварительных и ассимиляционных процессов, с биологической точки зрения совершенно непонятной и физиологически не изученной. Фитомонофагия многих насекомых обусловлена, вероятно, как «приспособлением» кишечного тракта, так и общей тенденцией обмена насекомого к веществам кормовых растений, часто к весьма специфическим. Но в таком случае еще менее понятны случаи смены монофагии от одной фазы существования к другой. Эти смены общеизвестны у мигрирующих тлей, среди которых многие являются обязательно «двудомными», и их партеногенетическое поколение живет на одном растении, а полоноски и половые особи на другом; так, *Pemphigus nidificus* живет на ясени и на пихте, *Tetraneura ulmi* на вязе и на злаках; подобных примеров смены режима за время метаморфоза можно привести большое число. Нередки также примеры правильной смены одной формы монофагии на другую и за время лишь одной личиночной фазы; так, личинка-копрофаг *Muscina stabulans* может перейти на фитофагию и даже стать плотоядной, вызывая миаз у птиц (Ségué); гусеницы видов *Melitaea* в молодости живут на подорожнике, а после зимовки переходят на кустарники; гусеницы *Xanthia* живут сперва на ивах, а потом переходят на травы; *Orrhodia vau punctatum* с терновника переходит также на травы.

Справедливо указывают, что монофагия есть чрезвычайное сужение жизненных возможностей; она, однако, укрепляет связи, поддерживающие комплекс форм в состоянии вида — species; специфичность пищевого растения, может быть, обуславливает специфичность его потребителя — насекомого (Petersen); смена наследственного выбора пищи у чешуекрылых может повести к выработке новых рас, а затем и видов (Petersen, Harrison), хотя, конечно, это трудно догадуемо (Meyrick). Вопросам о формах или «расах» одного и того же вида, иногда неразличимых или почти неразличимых морфологически, но питающихся при олигофагии разными растениями, о «биологических видах» посвящено немало внимания; с этой точки зрения исследовались формы *Haltica* (Walsh), *Chermes* (Холодковский), *Scolytidae* (Hopkins), *Cerambycidae* (Craighead), *Pegomyia* (Cameron), *Lucilia* (Mellanby), *Pontania* (Harrison), *Bruchus* (Larson), *Carausius* (Sladden), *Pediculus* (Sikora, Bacot, Nutall), *Gastrolidea* (Кожанчиков), *Pieris* (Twinn), разные чешуекрылые (Brues, Thorpe, Pictet, Hasebroeck).

§ 12. Причины режимов. — Весьма вероятна связь растительной олигофагии и монофагии со специфичностью свойств белков кормовых расте-

ний; особенно это возможно у минирующих насекомых (Hering; § 11): выбор пищи у них основан как-будто на выборе белка; и если серодиагностический метод (Mez) узнавания родства между растениями основан на родстве их белков, то насекомые-минеры дают лучшие, чем серодиагностика, примеры распознавания родства растений. Другие авторы ставят явления монофагии в зависимость от присутствия в пище специальных витаминов (Abderhalden); третьи указывают, что не только выбор пищевого растения, но и вообще степень олигофагии обуславливаются присутствием не-белковых специфических веществ вроде эфирных масел, кислот, алкалоидов и глюкозидов (Brues, Кузнецов), или, наоборот, высказываются против всяких объяснений этого выбора пищи при помощи биохимических особенностей растений (Brues).

В частности, чрезвычайно интересна, хотя мало понятна приуроченность многих видов и даже групп насекомых к растениям, богатым глюкозидами, например потребителей крестоцветных, содержащих горчичный глюкозид синигрин (Barrows), распадающийся под влиянием фермента мирозина на глюкозу, роданистый аллил и кислый серноокислый калий; роданистый же аллил обладает резкими раздражающими свойствами и является действующим веществом горчичника. Белянки *Pieris brassicae*, *P. rapae*, как и многие другие виды семейства *Pieridae*, питаются крестоцветными с их глюкозидами, дающими при расщеплении горчичные масла, запахом и вкусом которых, вероятно, и руководятся гусеницы при выборе пищи; при опыте они едят и отвергаемые ими растения, если их смазать соком крестоцветных, бумагу, крахмал, если их смочить соком крестоцветного *Bunias*; несомненно, запах руководит и самкой при откладке яиц; далее, листья *Apios* или розы, смоченные раствором уже чистого синигрина, также поедаются; наконец, гусениц привлекают не только горчичные масла, то есть вещества группы изотиоцианаллилов, но и близкие им вещества типа аллилсульфидов, находящиеся в разных видах лука (*Verschaffelt*).¹ С другой стороны, родственная белянкам крушинница *Gonopteryx* живет на крушине, поглощая с этой пищей, между прочим, вещества группы эмодина — триоксиметилантрахинона. Все перечисленные вещества обладают или раздражающим кишечник действием, или сильными вкусовыми и обонятельными свойствами; поэтому более чем вероятно, что именно эти вещества, способные воздействовать на органы обоняния и вкуса, и являются при выборе пищи «сигнализаторами» через органы чувств; а также возможно, что они же обуславливают и вообще пищеварительный режим белянок, обладая сильным на кишечник действием; и если белянки приурочены к своим питающим растениям благодаря со-

¹ Точных указаний, что горчичные масла, то есть аллилизотиоцианаты, представляют собою обязательный ингредиент в диете приуроченных к крестоцветным растениям олигофагов и входят в их ассимиляционный обмен, не дано; но важность растительных глюкозидов, содержащих горчичные масла, в общем обмене этих олигофагов ясна прежде всего из того, что эти глюкозиды более или менее ядовиты и, следовательно, их потребители должны обладать не только ферментами для отщепления и усвоения углеводной части этих глюкозидов, но и иммунитетом против глюкозида как яда (Уваров).

держанию в них характерных для них глюкозидов, то, конечно, возможно, что они приурочены также и к специфическим для этих растительных групп белкам, ибо, наверное, глюкозиды являются лишь продуктами жизнедеятельности белков и лишь фиксированным углеводным резервом питания растения (Кузнецов).¹ Ивы, тополя, розоцветные богаты амигдалином — цианогенным глюкозидом, распадающимся под влиянием эмульсина на глюкозу, бензойный альдегид и синильную кислоту. Личинки пилильщика *Priophorus*, питающиеся такими растениями с запахом бензойного альдегида или цианистого водорода (*Prunus*, *Sorbus*, *Crataegus*), едят и другие растения, если их натереть амигдалином. Но рядом с этим, например, гусеница яблоневой моли *Hyponomeuta malinella* совершенно отказывается от всякой пищи, кроме листа яблони (Voukassovitch).

Как только что указано, естественна мысль, что узнавание пищевого растения совершается прежде всего по его запаху; хлопковый долгоносик *Anthonomus grandis* привлекается триметиламином, которым пахнет все растение хлопка (McIndoo); описаны случаи привлечения насекомых через обоняние на экстракты из их пищевых веществ (Hewitt); если связать вместе лист туты и лист айланта, то гусеница тутового шелкопряда отказывается от еды: отвращение от дурно пахнущего айланта преобладает над привлечением к листу туты (Campbell). Эти наблюдения как-будто оправдывают взгляд, что часто растения защищены от нападения насекомых своим «иммунитетом» или, правильнее, и н т е г р и т е т о м (Парфентьев), причем последний может быть и физическим вследствие колючек, игол, пуха, и химическим, благодаря отталкивающим веществам вкусового и обонятельного значения. Однако поедание жуками *Melolontha* растений, богатых амигдалином, часто дает или временное отравление жука, переходящее в оцепенение на 6—12 часов, или даже смерть; следовательно, содержание ядовитого глюкозида в растении не охраняет последнего от поедания насекомыми (Brunswick). Вопрос о веществах, создающих постоянную устойчивость растений по отношению к нападениям сосущих тлей, в частности вопрос об «иммунных» американских сортах лозы по отношению к филлоксере, дает повод связывать такой иммунитет с большей кислотностью сока в корнях лоз (Petri, Comes) или с присутствием в растении особых смолистых веществ (Boutin); по отношению к кровяной тле устойчивость дерева связывается с большим содержанием извести (French) и также с кислотностью (Monzen); по отношению к мухе *Ceratitis capitata* — также с кислотностью (Savastano); своеобразно допущение, будто кипарисы и тиковое дерево не повреждаются всеядными термитами из-за того, что содержат в себе сесквитерпеновые спирты, убивающие симбионтов в их кишечнике (Oshima); все эти соображения пока лишены опытного доказательства. Но то обстоятельство, что при выборе растений играет роль не только запах, доказывается опытом с *Gastroidea viridula*, которая

¹ Эти наблюдения наводят на мысль, что тело насекомого должно нести в своем составе «физико-химический отзвук» на состав тела растения, которым оно питается; насекомое не есть просто потребитель растения: его можно рассматривать как в некоторой мере «производное» от растения (Кузнецов).

нормально ест кислые листья щавеля, ревеня, но ест, например, и *Lathyrus*, если его пропитать нормальным раствором щавелевой кислоты (*Verschaffelt*). Также, повидимому, вкусовыми и обуславливающими выбор пищи для насекомых являются дубильные вещества (*Lagerheim*); так, гусеницы златогузки предпочитают богатые ими породы деревьев — дуб, орех, охотно едят также листву плодовых деревьев со слабым содержанием таннина, принимают даже *Stellaria*, если она обрызгана раствором таннина; при этом таннин не переваривается, ибо его оказывается в экскрементах столько, сколько взято для опыта (*Grevillius*); но если таннин и оказывается вкусовым средством, то эта роль принадлежит не исключительно ему; так, богатая таннином ольха *Alnus glutinosa* поедается златогузкой неохотно. Резкий вкус некоторых органических солей может иметь значение при выборе пищевых растений; так, гусеницы *Celerio elpenor* нормально питаются лишь растениями, богатыми кристаллами щавелевокислого кальция, причем и ее экскременты очень богаты этой солью (*Netolitzky*). Менее очевидны обонятельные и вкусовые ощущения при выборе других групп растений, когда, например, гусеницы *Satyrini* приурочены к злакам (*Hoffmann*), жуки *Mycetophagidae*, *Anthribidae*, *Bostrychidae* — к трутовикам, *Bruchidae* — к бобовым, *Ipidae* — преимущественно к хвойным (*Weiss*), род *Heliconius* — к *Passiflora*, *Danais* — к *Asclepias*, *Euploea* — к *Ficus*, множество *Lycaenidae* — к мотыльковым, большое число *Tephroclystia* — к зонтичным (*Petersen*).¹

Особо интересны случаи монофагии на растениях, содержащих вещества, физиологически весьма сильно действующие, например алкалоиды; так, гусеницы некоторых видов *Plusia* приурочены к видам *Aconitum* и *Aquilegia* с алкалоидами группы аконитина, многие *Sphingidae* приурочены к *Solanaceae* с содержанием алкалоидов группы соланина и никотина (*Mell*); из этого последнего семейства гусеница *Protoparce sexta* специально приурочена к табаку, но ест и 69 других видов растений, если их смочить табачным экстрактом или обмазать парафином с ним (*Morgan* и *Crumb*). Многие *Papilionidae* связаны с видами *Aristolochia* и перца при содержании в них крайне резких и раздражающих веществ; виды *Deilephila* — с молочаями при иглах-рафидах в их млечном соке. Если такие случаи монофагии являются, с одной стороны, использованием растений, недоступных пищеварению других животных, то, с другой, они указывают часто и на невозможность для такого специализированного пищеварения перейти на другие, хотя бы и близкие режимы и возвратиться к полифагии, жизненно как-будто более удобной.

¹ Весьма важное значение имеют при поисках в приеме пищи также и внешние факторы среды — температура, влажность (*Krjgsmann*). Выбор предлагаемой пищи муравьям в высокой степени зависит от температуры опыта и освещения (*Staeger*). Наконец, нельзя не упомянуть, что в зависимости от климатических условий и, следовательно, географического распространения, органы чувств, преимущественно зрения, обоняния и вкуса претерпевают изменения; так, усики *Carabus* и чувствительные конусы на них к югу становятся длиннее; вероятно в связи с этими изменениями стоят такие факты, что, например, *Carabus nemoralis* на севере питается падалью, а на юге является выраженным хищником (*Krumbiegel*).

В связи с только что сказанным, в случаях олиго- и полифагии возникают совершенно не решенные физиологически вопросы о причинах обычно проявляемого избирательного предпочтения одного пищевого субстрата другому; последнее явление обычно лишь констатируется по скорости развития и смертности в культурах. Так, для монашенки в природе строят следующий ряд, начиная с «оптимального» растения: дуб → береза → граб → бук → яблоня → орех → сосна → лиственница → ель → ольха (Janisch и Maercks).¹

То же для *Melanoplus*: пшеница с 28% смертности → ячмень с 55% → рожь с 57.9% → салат с 78.6% → овес с 95.7% (Hodge). То же для лугового мотылька: *Chenopodium album* с 11.5% смертности → *Beta vulgaris* с 12.5% → *Artemisia vulgaris* с 13.5% → *Artemisia pauciflora* с 17.5%, причем с возрастом наблюдается повышение устойчивости гусеницы к понижающим питание свойствам малопримлемых растений; из отвергаемых растений большинство содержит или сильно действующие алкалоиды, или обилие хлоридов (Данилевский). Для айлантового шелкопряда ряд предпочтения пищевых растений в условиях опыта следующий: айлант → *Phellodendron* → клещевина → сирень → пушистая береза → манджурская крушина; он же в природных условиях в Индии: *Zanthoxylum* → *Coriaria* → *Xanthophyllum* → *Fagora* → *Ficus* → *Ricinus*; следовательно, группа предпочитаемых растений принадлежит к семействам Simarubaceae и Rutaceae, близких одно другому (Данилевский). «Всеядная» саранча всему предпочитает тростник *Phragmites* (Линдеман, Никольский, Уваров, Захаров). «Основными» кормовыми растениями для большинства саранчевых являются злаки, причем с возрастом круг потребляемых растений расширяется (Рубцов); почти все саранчевые избегают полыни и других сложноцветных, но прус *Calliptamus italicus* избирает, главным образом, именно сложноцветные и полынь среди них (Кириченко, Рубцов). *Calandra granaria* при выборе пищи предпочитает один сорт ее другому по следующему нисходящему ряду: рожь → обмолоченный овес → ячмень → пшеница (Anderesen). Набор питающих растений для имаго черепашки *Eurygaster integriceps* в горах Узбекистана обнимает 90 видов; предпочитаемыми из них являются злаки с 41 видом и сложноцветные с 15 видами; для личинок этого клопа такой набор состоит из 25 видов, в том числе злаков 20 и сложноцветных 3; откладка яиц совершается на 36 видов, в том числе на 17 злаков и 6 сложноцветных; среди злаков предпочитаемой группой оказывается группа *Hordeae*, а среди сложноцветных — *Carduinae* (Арнольди). Число особей тли *Aphis rumicis*, получающихся при культуре на разных сортах *Vicia faba*, может быть изменено при прочих равных условиях почти в 28 раз (Davidson). Личинки жука *Epithrix* выбирают

¹ Для той же монашенки при искусственном ее выводе на породах лиственных успешность указывается в следующем нисходящем порядке по их приемлемости: бук → дуб → береза → орешник → яблоня; на ольхе воспитание не удается; приемлемость хвойных идет в порядке: сосна → лиственница → пихта (Maercks). Для непарного шелкопряда наимыгоднейшим является дуб, за ним следует осина, яблоня, черемуха; клен и липа дают большую смертность, преобладание самцов и замедление развития (Келус).

экземпляры белладонны с наибольшим содержанием атропина, а гусеницы *Ephestia elutella* — листья сушеных табаков с наибольшим содержанием никотина (Мокржецкий). Часто переход на чуждые растения объясняется засыханием нормального корма, причем иногда можно установить филетические отношения нового пищевого субстрата к прежнему (Wlaesch).

Из всех приведенных и подобных им наблюдений позволительно сделать лишь один, чисто ориентировочный вывод, что можно различать «полноценные» пищевые растения, обеспечивающие скорость развития, размеры и плодовитость в наибольших их размерах при наименьшей смертности, и что такими и являются наиболее предпочитаемые (Veischaffelt, Twinn, Кожанчиков). Но не лишено вероятия предположение, что предпочтительность пищевого субстрата может быть вызвана и просто его физическими особенностями; таковы случаи с подсолнечниковой молью *Homoeosoma nebulella* (Сахаров) или с гороховой зерновкой *Bruchus* (Herford).

Опыты по значению химических ингредиентов в растительной пище при выборе растений личинками *Gastroidea viridula* и гусеницами *Pieris brassicae* и *Acronycta rumicis* указывают на возможность следующих предварительных заключений: гусеницы и личинки привлекаются больше тканями, а не соками растений; питательное значение среди составных частей пищи именно «привлекающих» веществ незначительно; некоторые из этих последних даже вредны для одних насекомых, хотя для других безразличны; особенно своеобразна в этом отношении щавелевая кислота; белки животного происхождения перевариваются полифагами, а фитофагами нет; при выборе пищи для фитофагов особенно важно присутствие специфических привлекающих веществ, особенно веществ летучих и кислот; пищевые растения фитофагов систематически родственны (Кожанчиков).

§ 13. Изменения режимов. — Вопрос о специализации режимов вызвал пробы принудительного переноса насекомых на чуждые им пищевые субстраты. Из них, прежде всего, общеизвестны попытки перевода тутового шелкопряда на скорцонеру; они дали в руках практиков различные, иногда противоречивые результаты; данные последнего времени говорят, что выкармливание гусеницы на цельном листе скорцонеры возможно лишь до третьей фазы и что гибель зависит от общей кислотности листа при pH в 5.4—5.9, а у шелковицы в 6.6—6.9; но мякоть листа, без жилок, имеет pH в 6.2—6.7; поэтому выкармливание на одной мякоти дает хороший результат (Демяновский, Демяновская и Гальцова).¹ Совершен также удачный

¹ Для объяснения эффекта перевода гусениц на необычный корм необходимо полное знание физико-химических свойств состава листа шелковицы по сезонам, дням и часам суток (Péligot, Kellner, Sestini, Pigorini, Sacchi, Hiratzuka, Yoshimura); положение листа на ветви, связанное с его возрастом и следовательно, с составом, дает определенный результат: верхинные листья, богатые белками и фосфатами, дают крупных гусениц и обильный урожай их, срединные — обычный результат, а нижние — мелких и большую их смертность; как контроль зрелости листа может быть принято его pH (Демяновский, Прокофьева и Филиппова). Попытки перевода шелкопряда на искусственную пищу в виде смеси растертых листьев шелковицы с чуждыми белками, углеводами и жирами или пульверизация этих добавочных компонентов на листья давали упитанных гусениц, при увеличении их аппетита иногда до пяти раз выше нормального (Abonyi).

перевод китайского дубового шелкопряда на березу (Данилевский). Принудительный перевод гусениц на морковь дал в результате то, что одни виды развивались на ней нормально, у других, например у *Callimorpha*, развитие затянулось до 10 месяцев, а у *Cossus*, чабобот, ускорилось до одного года; одни виды гибли только в стадии куколки, другие — в стадии гусеницы, а третьи совершенно отказывались принимать эту пищу (Dumont). Кормление *Melanoplus differentialis* чуждой ему пищей, главным образом листьями овса, вызывает у него значительные гистологические и цитологические изменения в среднелинечном эпителии (Hodge). Перенос гусениц *Vanessa polychloros* на крапиву вызывает большую их смертность, изменение окраски куколок и получение бабочек лишь самцов и с окраской вариации *pyromelas* (Rummel). В нескольких опытах принудительного перевода фитофагов на чуждую пищу получилось через несколько поколений не только полное привыкание к ней, но даже и ее предпочтение перед прежней, нормальной пищей: кормовое растение оказалось сменным; однако при предоставлении полной свободы выбора эти поколения возвращались на растение прежнее (Brues, отчасти Pictet). Так, самки последнего из десяти поколений *Drosophila repleta*, выведенных насильственно на морковь, отложили при свободе выбора пищи на морковь в два раза больше яиц, чем на обыкновенную пищу из сахара с дрожжами, а в дальнейших поколениях уже и в четыре раза (Šuster). При выдерживании *Dixippus morosus* в течение нескольких поколений на плюще вместо «нормальной» для него бирючины каждое новое его поколение привыкало к этой необычной пище скорее и лучше предыдущего и созревало лучше его; последнее подопытное поколение совершенно изменило свой вкус и уже предпочитало плющ безусловно (Sladden, Sladden и Haver). Указывают, что некоторые усачи после «дрессировки» откладывают яйца на древесные породы, на которых раньше этого не делали (Craighead). Из наблюдений в природе отмечен только переход *Lygus pabulinus* в Англии на яблоню в 1926 г. (Petersbridge и Thorpe), переход бражников в некоторых местах Китая с Vitaceae на Hydrangea (Mell).

Выращивание личинок *Popillia japonica* на разных средах дало следующие результаты по их переживанию и росту: пища из разных смесей детрита, трав, мха, торфа, почвы и *Andropogon* дает возможность вырастить личинок до имаго; прибавление пшеницы и дрожжей ускоряет рост и увеличивает вес, явно, благодаря витамину В, причем живая пшеница действует наилучше; дрожжи сами по себе не представляют полного питания и требуют прибавления других органических веществ; прибавление к *Andropogon* пшеницы благоприятно для роста, тем не менее вызывает большую смертность, если оно сделано непосредственно перед окукливанием; обратно, добавление почвы во время окукливания действует благоприятно, вероятно вследствие нужных минеральных веществ, а также и как санитаризирующая среда (Ludwig и Fox).

Таким образом, при длительном воздействии измененной пищи, очевидно, закрепляются наследственные отклонения в фенотипических и, может быть, генотипических свойствах организма; монофагия есть фактор, сохраняющий чистоту вида, и видовое распадение фитофагов идет параллельно с различиями в кормовом субстрате, узнаваемыми серологически (Кузне-

цов, Petersen). Филогенетически процесс эволюции идет, может быть, от полифагии через олигофагию к монофагии (Zweigelt); это заключение пока еще в значительной мере спекулятивное, конечно, может быть оспариваемо (Данилевский).

Из других теоретических выводов эволюционно-физиологического характера предлагаются следующие, значительно расходящиеся между собою. При переносе олигофагов с нормального пищевого растения на другое, по предположению родственное, во многих случаях обнаруживается параллель между олигофагией и серологически установленным родством; но в иных случаях в выбранном растении оказывается некоторое химическое сходство без какого бы то ни было филетического родства; горчичные глюкозиды, оксалаты и жгучие волоски с едким содержанием могут действовать на специалистов-олигофагов одинаково привлекающе; наконец наблюдаются случаи, когда между выбранными насекомыми растениями не оказывалось соответствий ни по химическому составу, ни при серологическом анализе (Buhr). Ткани предпочитаемых растений привлекают потребителей наиболее, их соки — меньше, выделенные специфические вещества соков — наименее; примесь специфических веществ или соков съедобных растений к несъедобным не делает последних съедобными; наличие глюкозидов или эфирных масел не определяет пригодности растения в пищу: эти вещества являются лишь сигнализаторами; круг пищевых растений складывается из видов с близким составом белков (Кожанчиков).

Труднее наблюдаемая специализация режимов на белки среди плотоядных насекомых располагает несравненно меньшим материалом. Личинки *Calliphora erythrocephala* могут жить только на белках тканей позвоночных и развиваются без потерь только на мясе быка и гуся; смертность их уже значительна на мясе собаки, а воспитание на мясе свиньи, кролика — почти невозможно; питание гусиным мясом сильно замедляет развитие; мышцы лягушки приемлемы и не вызывают замедления; мышцы трески, сазана, дубового шелкопряда и даже собственного вида резко неблагоприятны; усвоение насекомыми различных белков в зависимости от различных условий жизни и питания, несомненно, связано со специализацией питания определенными белками; но физиологическая характеристика условий специализации белкового питания не поддается формулировке (Vaternahm, Zabinski); мясные мухи, как насекомые с типичным белковым режимом, приурочены к разным белкам, которым, очевидно, соответствует количество и качество набора протеаз пищеварительного тракта (Кожанчиков). Пухоеды *Mallophaga* делятся на потребителей перьев, потребителей эпидермы кожи, почти исключительно на млекопитающих, и поедателей крови; последние встречаются чаще в подотряде *Amblycera*, чем у *Ischnocera* (Eicher). Специализация более тонкая существует у кровососов, так: по реакциям на преципитины, *Glossina swynnertoni* питается кровью бычьих, свиней и жирафа, *G. palpalis* не пренебрегает также бегемотом и крокодилом (Symes и McMahon). Общеизвестна более или менее выраженная специализация комаров *Anopheles* на кровь человека,

домашних и диких животных, удостоверяемая серологическим и микроскопическим исследованием насосанной крови

При определении хозяина насосанной крови методом преципитации большое значение имеет время, протекшее после ее поглощения, у *Anopheles* летом в европейских широтах эта кровь годна еще через двое суток после ее насасывания, у *Stegomyia* кишечные ферменты изменяют ее раньше (Weyer). Между прочим, при рассмотрении сложной проблемы особенностей питания кровососов возникает вопрос, насколько они специфически нуждаются в железе гемоглобина крови и не обусловлены ли особенности их режима именно повышенной потребностью в железе, для личинок блохи *Nosopsyllus fasciatus* одной крови недостаточно им нужны и другие пищевые вещества, находящиеся в жилищах их хозяина — крысы, но, с другой стороны, и кровь совершенно необходима, хотя ее фибрин не имеет пищевого значения, значение же эритроцитов и сыворотки одинаково велико, однако в последней для личинок мало железа, а в эритроцитах недостает некоторых сывороточных белков (Sharif). Опыты переведения москита *Phlebotomus* на белки не из крови дали положительные результаты (Napier).

Перевод растительноядных сапрофагов, личинок *Drosophila*, уже на совершенно чуждую им животную пищу из стерилизованных селезенки, сердца, мышц, крови, надпочечных и щитовидной желез собаки дал результат, как и можно было ожидать, отрицательный; но тем более неожиданно, что перевод их на стерилизованную почку, печень и поджелудочную железу собаки или печень мыши дал результат положительный (Northrop).

Вполне позволительно принять, что большинство изложенных выше фактов «приспособления» работы кишечника к роду питания — к особенностям режимов — относятся к области регуляции пищеварительного и ассимиляционного процессов (§ 41 и 59). Именно при длительных изменениях режима возможны в деятельности пищеварительных желез изменения, которым трудно дать сколько-нибудь полное физиологическое объяснение; но во всяком случае допустимо, что изменения в количестве железистого секрета есть следствие колебания функций желез под влиянием длительного и одностороннего воздействия разных компонентов пищи при длительном воздействии специфических режимов¹. Такие «приспособительные» к составу пищи изменения в наборе пищеварительных ферментов могут выражаться, во-первых, в изменении самого набора и, во-вторых, в изменении ферментообразовательной функции; особенно ярко оба процесса сказываются при изменениях набора ферментов за время индивидуальной жизни при метаморфозе (§ 43).

§ 14. Зависимость строения кишечника от режима. — Непосредственно влияние смены режима именно на клетки среднекишечного эпителия отмечено только для *Melanoplus differentialis* при кормлении его ячменем, пшеницей и овсом (Hodge; § 13). Для позвоночных общепринято положение, что на весовую единицу их тела приходится известное число квадратных единиц секреторной и всасывающей поверхности кишечника, что при одинаковом режиме на это отношение влияет величина тела животного, но что это отношение прежде всего обуславливается самим пищевым режимом

¹ С этой точки зрения приспособительности рассматриваются иногда также и в высокой степени своеобразные и единичные случаи потребления склеропротеинов волос, с выработкой специфической кератазы, и им подобные (§ 32).

(Custor, Aeby, Bunge): поверхность и, следовательно, длина пищеварительного тракта, а также и степень развития его железистого аппарата зависят от того пищевого материала, который им приходится перерабатывать (Babák). Зависимость развития кишечника и, главным образом, его длины от пищевого режима у насекомых не столь резка и постоянна, как у позвоночных, хотя в среднем длина их пищеварительного тракта оказывается наименьшей у плотоядных форм, большей у вегетарианцев и наибольшей у копрофагов; у последних она превышает до 10 и 14 раз длину тела (Mingazzini, Gorka). У отчасти плотоядных личинок *Hydrophilus* кишечник короткий и прямой, у взрослых растительноядных жуков — очень длинный и извитой.

Для отношений длины кишечника к длине тела у жуков разных режимов приводятся следующие формулы (Gorka): для копрофагов (5—8): 1, причем на среднюю кишку падает 80—90%; для фитофагов (2.7—6.7): 1; для сукцифагов, то есть сокоядных форм (2—3): 1, причем на переднюю кишку падает 32.6, на среднюю 34.8 и на заднюю 32.5%; для сапрофагов, питающихся разлагающимися растительными веществами (3—4): 1, причем на заднюю кишку идет более 50%; для плотоядных саркофагов (1.7—3.2) :1, и для некрофагов (4—7): 1, с 64—76% на заднюю кишку. У навозника *Phanaeus vindex* сильно извитой кишечник почти в 8 раз длиннее тела при отсутствии зоба (Becton).

Наоборот, у некоторых чистых вегетарианцев, например у прямокрылых или гусениц, кишечник сравнительно короткий, но зато очень емкий; и в то же время общеизвестно, что такие формы отличаются особенной прожорливостью, вероятно вследствие неполного использования вводимой пищи (Biedermann; § 60). Кишечник некоторых саранчевых едва превышает длиной тело,¹ в то время как у многих хищных кузнечиков он очень длинен и улиткообразно извит (Werner); последнее, вероятно, стоит в связи с укороченной, ради целей прыгания, формой тела. Точно так же плотоядные личинки *Calliphora* обладают более длинным кишечником, чем имаго, так: у личинки перед окукливанием длина средней кишки равна 7.2, задней 3.5—4, обеих вместе 11 мм, а у взрослой мухи средняя кишка длиной в 2.3 мм, а с задней вместе 3.3 мм (Meinland). Из обсуждаемого правила отношения длины кишечника к режиму среди жуков-мертвоедов (*Silphidae*) наблюдаются также исключения (Heumöns).

Из этих немногих примеров вытекает, что простое сравнение длины кишечника с длиной тела представляет очень грубый метод оценки развития пищеварительного аппарата; на отношение этих величин влияют: и степень прожорливости, зависящая в свою очередь от подвижности и активности насекомого, и развитие дивертикулов и других слепых придатков кишечника, компенсирующих недостаток его длины, и недостаточность утилизации пищи, вызывающая несоразмерную короткость кишечника и компенсируемая прожорливостью, и строение тела, которое у тонких и тощих форм дает одно отношение, а у толстых и массивных — другое

¹ У пруса *Calliptamus* отношение длины кишечника, с присчитанной длиной его дивертикулов, к длине тела равно 2.9 (Ненюков и Тареева, Парфентьев); у саранчи, при тех же условиях, — от 2.6 до 3 (Ненюков); у бабочек *Catocala nupta* 2.3; у *Pieris rapae* 2.0; у тутового шелкопряда 1.7 (Парфентьев).

(Werner, Jordan).¹ В общем весьма возможно, что сложность, а за ней и длина пищеварительного тракта стоят в связи не прямо с составом пищи, а со степенью ее перевариваемости и усвояемости и находятся к этим качествам пищи в обратном отношении (Newport); этим соображением может быть объяснена максимальная длина кишечника у копрофагов, пища которых наименее питательна и наиболее неусвояема, ибо она уже прошла раз через чужой кишечник.

Остается упомянуть, что в случаях афагии у половых фаз, вовсе не принимающих пищи, каковы, например, шелкопряды, поденки, желудок нередко вовсе не сообщается со ртом вследствие атрофии пищевода и часто пузыревидно вздут; так, у поденок, кишечник превращен в аэростатический баллон, снабженный сфинктерами и надуваемый, может быть, произвольно (Palmén, Fritze).

При анатомо-гистологическом исследовании кишечника некоторых не принимающих пищи жуков-усачей и бабочек, например тутового шелкопряда, *Orgyia*, *Malacosoma*, оказалось, что эпителий их средней кишки является куколочным, а не образовавшимся вновь, и кишечник укороченным при сохранении анального отверстия и бездействии ротового (Парфентьев). Вообще при редуцированном ротовом аппарате зоб остается более или менее хорошо развитым, но в кишечнике не оказывается никаких ферментов; он весь представляет лишь резервуар для куколочных экскретов (Stober); хотя, обратно, у взрослой *Cicada septendecim*, совершенно не принимающей пищи после своего 13- или 17-летнего питания в виде личинки, кишечник оказывается более или менее нормальным (Hargitt).

§ 15. Литература по общему питанию и пищевым режимам. — Арнольд, К. О кормов. отношениях вредной черепашки *Eurygaster* etc. ДоклАкадНаукСССР, XLIII, 1944: 33—36.

Б р у к, Р. К вопросу о питании личинок комаров. ТрЛенингрОбщЕст, LX, 1930: 15—28.

В а л о в а, А. Питание *Stenobothrus morio* Fabr. и друг. северных кобылок. Изв-СибирСтЗашРаст, I, 1924: 16—35. В а с и л ь е в, Е. Кормов. растения некот. растительноядных насекомых и причины, обуславливающие их выбор. ВестнСахарПром, XIII, 1912: 471—474.

Д а н и л е в с к и й, А. Роль питающих растений в биологии луг. мотылька, etc. ЭнтОбозр, XXVI, 1935: 91—110. О пищев. специализации дуб. шелкопряда, etc. ТрЛенингрОбщЕст, LXVIII, 1940: 88—104. Опыт экол. анализа распространения и возможности акклиматизации айлант. шелкопряда, etc. ЗоолЖур, XIX, 1940: 26—45. Д е м я н о в с к и й, С. Опыт изучения тут. шелкопряда, etc. УчЗапМоскПедИнст, I, 1935: 1—23. О питат. достоинстве листьев некот. сортов привитой шелковицы. Ibid, XXI, 1940: 51—72. Д е м я н о в с к и й, С., Г а л ь ц о в а, Р. и Д е м я н о в с к а я, Н. Выкормка шелк. червей мякотью листьев *Scorzonera*, etc. ЗоолЖур, XII, 1933: 59—66. Д е м я н о в с к и й, С., П р о к о ф ь е в а, Е. и Ф и л и п п о в а, Л. Влияние степени зрелости листьев на жизнеспособность червей, etc. Ibid: 3—32.

¹ Необходимо также оговориться, что те, якобы хищные кузнечиковые, которые подвергались измерению (Werner), оказались затем на деле растительноядными формами родов *Barbitistes*, *Phaneroptera*, *Ephippigera* с отношением, например, у *Barbitistes* длины тела к длине кишечника в 5 : 11, в то время как у истинного хищника *Thamnotherizon cinereus* оно равно 3 : 4 (Jordan).

Жданов, С Марокк саранча, *Dociostaurus maroccanus* в Ставрополье ТрЗашРаст, I, 1934 1—51

Иванов, В Сравнение разл сортов шелковицы и некот друг растений в отношении пригодности их листьев для кормления тут шелкопряда ТрКавкШелкСт, X, 1901 49 Ион, О Termiten von Ceylon, der Malayischen Halbinsel, Sumatra, Java und den Aru-Inseln Treubia, VI, 1925 360—419

Келус, О О роли кормов растений в разв непар шелкопряда ЗоолЖур, XVIII, 1939 1010—1021 Кожанчиков, И Роль химизма корм растений в трофотаксисах и росте насекомых фитофагов ЗоолЖур, XVIII, 1939 806—824 Об условиях смены корм растений у дендрофильных насекомых Природа, 1941 78—79 Пищевая ценность белков в росте *Calliphora*, etc ДоклАкадНаукСССР, XLII, 1944 43—45 Пищевая ценность белков в росте синей мяс мухи *Calliphora*, etc ЭнтОбозр, XXVIII, 1945 57—63 Кожанчиков, И, Михайлова, Т, Ржевичская, Ю и Володина, Г Влияние питающего растения на разв гусениц озимой совки ИтогНаучИсследРабЗашРаст, 1936 51 Кораб, И и Залкинд, М К вопросу вредоносности луг мотылька, etc ЛугМот, Киев, 1932 Кузнецов, Н Связь географического распространения белянок, *Lepidoptera Asciidae*, с распространением их кормов растений и с химизмом последних ЕжерЗоолМузАкадНаук, XXXI, 1930 49—63 Abhängigkeit der geogr Verbreitung der Weisslinge, *Asciidae*, von der Verbreitung ihrer Futterpflanzen und der chem Zusammensetzung der letzteren ZeitMorphOekol, XVIII, 1930 778—793

Лукьянович, Ф Значение и задачи изучения корм отношений у растительных насекомых ЗашРаст, XVII, 1938 15—24

Мокрежский, С (Монофагия и полифагия у растенийяд насекомых) Choroby-Roslin, I, 1931 3—10 Мордвилко, А Эволюция циклов и происхождение гетерогении, миграций, у тлей ЗашРаст, II, 1925 476—484

Парфентьев, И О невосприимчивости некот сортов плод деревьев к вредным насекомым Тр4ВсеросЭнтФитСъезд, 1922, 1924 116—134 Петерсен, В Die Bedeutung der Monophagie für die Erhaltung der Art BeitrKundeEstlands, XIV, 1929 180—191 Nahrung und Genotypus ZeitMorphOekol, XX, 1931 679—690 Hat die Nahrung einen Einfl auf die Artbildung NotulEnt, XI, 1932 147—149

Роллов, Э О корм значении листьев разл сортов и разновидностей белой корм шелковицы в связи с их хим составом ИзвКавкШелкСт, III, 1913 Рубцов, И Корм растения у сибир саранчевых ТрЗашРаст, (I), III, 1931 13—31

Фридолин, В Биоценотика на хим основании СборнВернадского, II, 1936 1169—1205

Холодковский, Н Zur Frage ub die biol Arten BiolZentr, XXVIII, 1908 769—782

Basot, A The louse problem ProcRoySocMed, X, 1917 61—94 Barber, G Seasonal availability of food plants of two species of *Heliothis*, etc JourEconEnt, XXX, 1937 Barber, M The food of *Anopheline* larvae, etc PublHealthRepWashington, XLII, 1927 1494—1510 Barrows, W JourExpZool, IV, 1907 515 Bengtsson, S La nutrition des larves des *Ephemeres* AnnBiolLacustre, XIII, 1925 215—217 Bequaert, J Ants in their diverse relations to the plant world BullAmerMusNatHist, XLV, 1922 333—583 Berwig, W Laboratoriumvers zur Bionomie und Bekämpfung der Forleule ZeitAngEnt, XVII, 1931 509—536 Bordas, L Sur la regime aliment de quelques *Vespinae*, etc Insecta, VII, 1917 5—7 Boyd, M Stud on the bionomics of North American *Anophelines* AmerJourHyg, XII, 1930 449—466 Brues, C The selection of food plants by insects, etc AmerNatur, LIV, 1920 313—332 Correlation of taxonomic affinities with food habits in *Hymenoptera*, etc Ibid, LV, 1921 134—164 Choice of food and numerical abundance among insects JourEconEnt, XVI, 1923 46—61. The specificity of food plants in the evolution of phytophagous insects AmerNatur, LVIII, 1924 127—144 The food of insects, etc Psyche, XXXVII, 1930 1—14 Aberrant feeding among insects, etc QuartRevBiol, XI, 1936 305—319 Buhr, H Parasitenbefall und Pflanzenverwandtschaft BotJahrb, LXVIII, 1937 141—198

Cameron, A. A contrib. to a knowl. of the belladonna leaf miner *Pegomyia*, etc. *AnnApplBiol*, I, 1914: 43—76. Some exper. on the breeding of the mangold fly *Pegomyia*, etc. *BullEntRes*, VII, 1916: 87—92. Cohen, W. An analysis of termite *Eutermes exiosus* mound material. *JourCouncSciIndResAustral*, VI, 1933: 166—169. Comes, O. (Prophylaxis in vegetable pathology). *ReallstIncoragNapoli*, 1916: 1—173. Craighthead, F. Hopkins host selection principle as related to certain Cerambycid beetles. *JourAgrRes*, XXII, 1921: 189—220.

Davidson, J. The host plants and habits of *Aphis rumicis*. *AnnApplBiol*, I, 1914: 116—141. *Biol. studies on Aphis rumicis* L. *Ibid*, IX, 1922: 135—142; X, 1923: 35—54; XIV, 1925: 472—507. Dethier, V. Chem. factors determining the choice of food by *Papilio* larvae. *AmerNatur*, LXXV, 1941: 61—73. Dickie, F. Stud. on the host plants of the European corn borer, etc. *JourEconEnt*, XXV, 1932. Dumont, C. Expér. sur la modification profonde du régime alim. de divers chenilles. *AnnSocEntFrance*, LXXXVII, 1928: 59—104. Expér. sur la modification du régime alim. de deux Yponomeutes. *BullSocEntFrance*, 1928: 211—213. Notes sur Lépidoptères de Barbarie. *Encycl. Ent*, B, III, 3, 1928: 17—37, 89—93.

Ely, C. Recent entom. chemistry and some note concerning the food of insects. *ProcEntSocWashington*, XX, 1918: 12—18. Emery, C. Alcune esper. sull formiche granivore. *RendAcadSciBologna*, XVI, 1912: 107—117. Escherich, K. Die Ameisen etc. Braunschweig, 1906. Die Termiten, etc. Leipzig, 1909. Evans, A. Physiol. relationships between insects and their host plants. *AnnApplBiol*, XXV, 1938: 558—573.

Falleroni, D. Note sulla biologia dell *Anopheles*, etc. *RivMalar*, V, 1926: 353—380. Forbes, S. Stud. of the food of birds, insects, etc. *BullIllinoisLabNatHist*, I, 1880: 25. Food relations of the Carabidae and Coccinellidae. *Ibid*, 1883. Frankenberg. Emission of casts in *Corethra* larvae, etc. *ZoolAnz*, LXXVII: 58. Frost, S. Insect scatology, *AnnEntSocAmer*, XXI, 1928: 36—46.

Gautier, C. et Riel, R. De l'alimentation des chenilles des genres *Pieris* et *Euchloe*. *CRSocBiol*, LXXXII, 1919: 1371—1374. Gay, F. A nutrit. study of the larvae of *Dermestes*, etc. *JourExpZool*, LXXIX, 1938: 93—107. Germer, F. Unters. ub. den Bau und die Lebensweise der *Lymexyloniden*, etc. *ZeitWissZool*, CI, 1912: 684—735. Grassi, B. Ric. suiflebotomi. *MemSocItalSci*, (3), XIV, 1907: 353. Grassi, B. e Sandias, A. Costituzione e sviluppo della società dei Termitidi. *AttiAcadGioenia SciNatCatania*, (4), VI—VII, 1893—1894. Grau, H. Nahrungsunters. bei *Perlid*enlarven. *ArchHydrob*, XVI, 1926: 465—483. Grossmann, H. (Nutrition of *Ipidae*). *ZeitParasitenk*, III, 1930: 56—102.

Handlirsch, A. Biologie. Die Nahrung. *SchroederHandbEnt*, II, 1926: 35—52. Harrison, J. The egg-laying instincts of *Rhodites*, etc. *Vasculum*, VIII, 1922. Further experiments on the egg-laying instincts of *Rhodites* etc. *Ibid*, XIII, 1926. Hereditary choice of food plants in the *Lepidoptera*, etc. *Nature*, CXIX, 1927: 562—563. Experiments on the egg-laying instincts of the sawfly *Pontania*, etc. *ProcRoySocLondon*, B, CII, 1927: 115—126. On the inheritance of food habits, etc. *ProcUnivDurham PhilSoc*, VII, 1926—1927: 194—201. Hase, A. Ueber die Monophagie und Polyphagie der Schmarotzerwespen, etc. *Naturw*, XI, 1923. Heikertinger, F. Das Geheimnis der Nahrungspflanzenwahl der Tiere. *EntBlätt*, II, 1915: 171—178. Standpflanzen-Forschungen. *WienEntZeit*, XXXIV, 1915. Die Nahrungspflanzen der Käfergattung *Aphthona*, etc. *ZeitWissInsBiol*, XII, 1916. Resultate fünfzenjähriger Unters. üb. die Nahrungspflanzen einheim. Hälticinen. *EntBlätt*, XX—XXII, 1924—1926. Hendee, E. The association of the termites *Kaloterms minor*, *Reticuloterms hesperus* and *Zootermopsis angusticollis* with fungi. *UnivCalifPublZool*, XXXIX, 1933: 111—134. Herfs, A. Unters. zur Oekol. und Physiol. von *Anthrenus fasciatus*. *TravV CongrIntEntParis*, 1933: 295—302. Oekol.-physiol. Studien an *Anthrenus fasciatus*. *Zoologica*, XXXIV, 1936: 1—96. Hering, M. Die Oligophagie der blattminierenden Insekten, etc. *VerhIntEntKongr*, 1925, II, 1926: 216—230. Die Oekol. der blattminier. Insektenlarven. *ZoolBaust*, I, 1926: 1—254. Heymons, R. und Lengerken, H. *Biol. Unters. an coprophagen Lamellicornien*. *ZeitMorphOekol*, XIV, 1929: 531—613. Stud. üb. die Lebenserscheinungen der *Silphini*,

etc. Ibid, IX, 1927: 271; X, 1928: 330; XVII, 1930: 262; XVIII, 1930: 170; XX, 1931: 691; XXIV, 1932: 259; XXV, 1932: 534; XXVIII, 1934: 469. Heymons, R., Lenggerken, H. und Bayern, M. Stud. üb. die Lebenserscheinungen der Silphini. Ibid, VI, 1926: 287—332; XIV, 1929: 234—260. Hinman, E. A study of the food of mosquito larvae, etc. AmerJourHyg, XII, 1930: 238—270. Hodgson, B. The host plants of the European cornborer in New England. TechnBullUSDepAgric, LXXVII, 1928. Holdaway, F. The composition of different regions of mounds of Eutermes, etc. JourCouncSciIndRes, VI, 1933: 160—165. Hopkins, A. On the history and habits of the wood engraver ambrosia beetles, etc. CanadEnt, XXX, 1898: 21—29. Econ. investig. on the Scolytid bark- and timber beetles, etc. USDepAgr, 1917. Howard, L., Dyar, H. and Knab, F. The mosquitoes of North and Central America and the West Indies. CarnegieInstWashington, CLIX, 1912: 1—520. Howland, L. The nutrition of mosquito larvae, etc. BullEntRes, XXI, 1930: 431—440. Hubbard, G. The ambrosia beetles of the United States. USDepAgrEnt, VIII, 1897: 9—30. Huber, J. Ueb. Koloniegründung bei *Atta sexdens*. BiolZentr, XXV, 1905: 626. Hungerford, H. Notes concerning the food supply of some of our water bugs. Science, XLV, 1917: 336—337.

Joehnsen, A. Beitr. zur Entwicklungs- und Ernährungsbiologie einheim. Coccinelliden, etc. ZeitAngEnt, XVI, 1930: 87—158. Jones, F. Relative acceptability and poisonous foodplants. ProcRoyEntSocLondon, A, XII, 1937: 74—76.

Kleine, R. Borkenkäfer, Iridae, und ihre Standpflanzen. ZeitAngEnt, XXI, 1934: 123—181, 597—646. Knab, F. Mosquitoes as flower visitors. JourNewYorkEntSoc, XV, 1907: 215—219. Krijgsman, B. Reizphysiol. Unters. an blutsaug. Arthropoden im Zusammenhange mit ihrer Nahrungswahl. ZeitVerglPhysiol, XI, 1930: 702—729. De gastheer kenke van bloedzuigende Arthropoden. NedIndBIDiergeneesk, XLII, 1930: 56—72. Die Nahrungsreaktion blutsaugender Arthropoden. ZeitParasit, IX, 1937: 549—558. Krijgsman, B. und Windred, G. Reizphysiol. Unters. blutsaug. Arthropoden im Zusammenhang mit ihrer Nahrungswahl. ZeitVerglPhysiol, XIII, 1930: 60—73. De gastheer kenke van bloedzuigende Arthropoden. NedIndBIDiergeneesk, XLII: 1930: 100—120, Physiol.-Oekol. onderzoekingen over *Lyperosia exigua*. Ibid, XLIII, 1931, 113—131. Invest. on the buffalo fly *Lyperosia exigua* PamphlCouncSciIndResAustr, XLIII, 1933: 1—40.

Laloy, L. Le régime alim. des insectes. RevSci, (5), IC, 1908: 271—275. Larson, A. The host selection principle as applied to *Bruchus* etc. AnnAmerEntSoc, XX, 1927: 37—81. Lenz, F. [Fütterung der Larven von Chironomidaen]. MittGeogrGesNaturhMusLübeck, XXXI, 1926: 153—169.

Maercks, H. Unters. üb. die Oekol. und Epidemiol. der Nonne. ArbPhysiolAngEnt, II, 1935: 175—195. Maidl, F. Die Lebensgewohnheiten und Instinkte der staatl. Insekten. Wien, 1933—1934: 1—512. McGregor, M. Locality differences in the feeding habits of mosquitoes. JourTropMedHyg, XXIII, 1920: 226—227. Meissner, O. Monophagie und Polyphagie. IntEntZeit, XX, 1926: 130—132. Mell, R. Biologie und Systematik der südchines. Sphingiden. BeitrFaunSin, II, 1922: 1—331. Mel-lanby, K. Diapause and metamorphosis of the blow fly *Lucilia sericata* Meij. Parasit, XXX, 1938: 392—402. Mesnard, J. et Toumanoff, C. Contrib. à l'étude des habitudes trophiques des Anophelines, etc. Trans9CongrFarEastAssTropMed, II, 1935: 53—63. Meyer, F. Die Raupen und ihre Nahrungspflanzen. EntJahrb, XXX, 1921: 95—103. Meyrick, E. Hereditary choice of food plants in the Lepidoptera, etc. Nature, CXIX, 1927: 388. Misra, C. A prelim. account of the tachardiphagous Noctuid moth, etc. Rep5EntMeetPusa, 1923, 1924: 238—247. [Nutrition of the lac Coccids]. ProcZoolSoc, 1931: 293—323, 1359—1381. Morstatt, H. Zur ständischen Gliederung und Ernährungsbiologie der Termiten. EntMitt, XI, 1922: 9—16. Mosher, F. Food plants of the gipsy moth in America. BullUSDepAgr, CCL, 1915: 1—39. Mueller, F. Die Verdauung bei nahe verwandten Käfer mit verschied. Ernährungsweise, etc. ZoolJahrb, LXXI, 1938: 291—318.

Neger, F. Die pilzzüchtenden Bostrychiden. NaturwZeitForstLandw, VI, 1908: 274—280. Die Pilzkulturen der Nutzholzborkenkäfer. ZentrBakt, XX, 1908: 279—282

Ambrosiapilze. BerDeutBotGes, CCVI, 1908: 735—754; XXVII, 1909: 372—389; XXVIII, 1910: 455—480. Neue Beob. an körnersammelnden Ameisen. BiolZentr, XXX, 1910: 138—150. Netolitzky, F. Beitr. zur Klärung einiger Fragen aus der physiol. Pflanzenanatomie. BerDeutBotGes, XL, 1922: 21—25. Newstead, R. Guide to the study of tsetse flies. LiverpoolSchoolTropMedMem, I, 1924: 1—268. Norris, M. The feeding habits of the adult Lepidoptera, etc. TransRoyEntSocLondon, LXXXV, 1936: 61—90. Nuttall, G. The system. position, synonymy and iconography of *Pediculus humanus* and *Phtirus pubis*. Parasitol., XI, 1919: 329—346.

Oshima, M. Formosan termites, etc. PhilippJourSci, XV, 1919: 319—384.

Painter, R. The food of insects and its relation to resistance of plants to insect attack. AmerNatur, LXX, 1936: 547—566. Petch, T. Termite fungi, etc. AnnBotGardPeradeniya, V, 1913: 303—341. Petri, L. Osserv. sopra il rapporto fra la composizione chimica della radici della vite e il grado de resistenza alla fillossera. RendAccadLincei, (5), XIX, 1910: 27—34. Pictet, A. Contr. à l'étude de la selection naturelle et de la protection chez les insectes Lépidoptères. BullSocLepidGenève, I, 1905: 9—30. Infl. de l'aliment et de l'humidité sur la variation des papillons. MémSocPhysHistNatGenève, XXXV, 1905: 45—127.

Rabaud, E. Le contraste entre le régime alim. des larves et celui des adultes chez divers insectes. BullBiolFranceBelg, LV, 1922: 230—243. Raucourt, M. et Trouvelot, B. Rech. sur les constituants des feuilles de *Solanum tuberosum* déterminant l'alimentation des larves de *Leptinotarsa*, etc. CRAcadSciParis, CXC VII, 1933: 1153—1154. Raut, A. Der Ambrosiapilz der Termiten. AnnJardBotBuitenzorg, XXXII, 1923: 125—134. Ritzema-Bos, I. Futteränderung bei einem Käfer. BiolZentr, XIII, 1893: 255—256. Roubaud, E. Les conditions de nutrition des *Anopheles* en France, etc. AnnInstPasteur, XXXIV, 1920: 181—228. Sur les préférences trophiques de la pyrale du maïs, etc. CRAcadSciParis, CLXXXV, 1927: 1158—1160. Rude, C. Host plant studies of the pink boll worm. JourEconEnt, XXV, 1932.

Schneider-Orelli, O. Unters. üb. pilzzüchtenden Obstbaumborkenkäfer *Xyleborus*, etc. ZentrBakt, XXXVIII, 1913: 25—110. Schuebel, K. Zur Biochemie der Termiten, etc. ArchExpPathPharm, LXX, 1912: 303—310. Seitz, A. Allg. Biologie der Schmetterlinge. ZoolJahrb, I, 1894: 131—186. Sikora, H. Zur Kleiderlaus. Kopflausfrage. ArchSchiffTropHyg, XXI, 1917: 275—284. Slack, H. The food of caddis fly, *Trichoptera*, larvae. JourAnjmEcol, V, 1936: 105—115. Sladden, D. Transference of induced food habits from parents to offspring. ProcRoySocLondon, B, CXIV, 1934: 441—450; CXIX, 1935: 31—46. Sladden, D. and Hewer, H. Transference of induced food habits from parents to offspring. Ibid, CXXVI, 1938: 30—44. Smith, F. and Poos, F. The feeding habits of some hoppers of the genus *Empoasca*. JourAgrRes, XLIII, 1931. Van Someren, V. Chem. changes in the food plant as cause of failure in rearing larvae. ProcRoyEntSocLondon, A, XII, 1937: 10. Staeger, R. Fütterungsversuche mit unseren einheim. Ameisenarten. RevSuisseZool, XL, 1933: 349—363. Suster, P. Erblichkeit aufgezwungener Futteraufnahme bei *Drosophila*, etc. Anz. AkadWissWien, 1931: 270.

Thompson, W. and Parker, H. Host selection on *Pyrausta*, etc. BullEntRes, XVIII, 1927. Thorpe, W. Biol. races in insects, etc. BiolReviews, V, 1930: 177—212. Twinn, C. Observ. on the host selection habit in *Pieris rapae*. AnnRepEntSocOntario, 1925.

Verschaffelt, E. (Pflanzenstoffe und Ameisen). PharmWeekbl, XLVI, 1919: 1002—1009. (The cause determining the selection of food in some herbivorous insects). ProcRoyAcadWetAmsterdam, XII, 1910: 536—546. Die Ursache des Nahrungsauswahl bei einigen pflanzenfressenden Insekten. KonAkadWetAmsterdam, XIX, 1910: 594—600. Voigt, G. Beitr. Zum XenophagieProblem und zur Standpflanzenkunde. ZeiPflKrankhSchutz, XLII, 1932: 513—541. Voukassovitch, H. et P. Observ. sur la régime alim. et le phototropisme de la chenille d'*Hyponomeuta*, etc. BullSocHistNatToulouse, LIV, 1926: 356—370.

Walsh, D. On phytophagic varieties and phytophagous species. *ProcEntSocPhilad*, III, 1864: 403—430; IV, 1865: 194—216. Weiss, H. A summary of the food habits of North American Coleoptera. *AmerNat*, LIV, 1920: 443; LVI, 1922: 159—165. Insect food habits and vegetation. *OhioJourSci*, XXIV, 1924: 100—106. Ratios between the food habits of insects. *EntNews*, XXXV, 1924: 362—364. Insects food habit ratios in Death Valley and vicinity. *OhioJourSci*, XXV, 1925: 253—254. Notes on the ratios of insect food habit. *ProcBiolSocWashington*, XXXVIII, 1925: 1—5. Insect food habits on Quelpart Island. *Psyche*, XXXII, 1925: 92—94. Wheeler, W. The fungus growing ants, etc. *BullAmerMusNatHist*, XXIII, 1907: 669—807. Whitfield, F. The relation between the feeding habits and the structure of the mouth parts in the Asilidae. *ProcZoolSocLondon*, 1925: 599—638. Willem, V. L'habitat naturel des larves de la teigne des tapis. *Ann-SocEntBelg*, LVIII, 1914: 209. Wladesch, E. Zusammenfass. Literatur-Auszüge und Beob. üb. differente Futterpflanzenanpassung bei Sphingidenraupen. *EntJahrb*, XLII, 1932: 95—100.

Zacher, F. Nahrungsauswahl und Biologie des Samenkäfer. *VerhDeutGesAngEnt*, VII, 1928. Beitr. zur Nahrpflanzenkenntnis der Samenkäfer, etc. *MitDeutEntGes*, VII, 1936: 10—13.

Глава V

ПИЩЕВАРЕНИЕ

Особенности пищеварения, прием пищи

§ 16. Вводные положения. — Пищеварение представляет сумму процессов, ведущих к механическому измельчению и химическому расщеплению пищевых веществ и получению из них материала для усвоения. Сложные, специфические и чуждые питающемуся организму молекулы веществ пищи аналитически расщепляются пищеварением на упрощенный и, главное, обезличенный материал, из которого обратный, синтетический процесс усвоения строит новые молекулы тела, специфические уже для питающегося организма. Кроме того, исходные пищевые вещества почти всегда состоят из молекул слишком сложных и крупных для того, чтобы они в неизменном виде могли проникнуть из полости кишечника в тело через стенки кишечника, для таких молекул не проницаемые; и поэтому молекулы пищевых веществ должны быть предварительно разбиты на более мелкие и диффундирующие через животные перепонки.

Такой, в общем аналитический процесс пищеварения может совершаться как внутри клетки, в ее протоплазме, так и в полостях, окруженных пищеварительными железистыми и всасывающими клетками. У всех многоклеточных животных преобладает это второе — *полостное* кишечное пищеварение, и несмотря на то, что полость кишечника расположена глубоко внутри тела, ее поверхность должна быть, с физиологической точки зрения, приравнена к наружной — выделительной и поглощающей поверхности организма, непосредственно соприкасающейся с частями наружной среды — с пищей; стенка кишечника отделяет внешнюю среду от внутренней среды тела, и чтобы определенные части внешнего мира в виде пищевых веществ могли войти в эту замкнутую и интимную внутреннюю клеточную среду животного, эти вещества должны быть сложно и коренным образом видоизменены; в этих сложных и строго детерминированных изменениях и состоит *пищеварительный процесс*.¹

¹ Ряд вопросов, касающихся «добавочных» функций кишечника и пищеварения и возникающих параллельно со сведениями из физиологии позвоночных, — вроде выработки кишечником витаминов, синтеза из флавинов, путем их фосфорилирования, желтого дыхательного фермента, стимулирующих кроветворение гемаминов или процесса пищеварительного гиперлейкоцитоза, — остаются в физиологии насекомых не затронутыми; выделительная, экскреторная его функция разобрана в главе об экскреции

При высокой дифференциации пищеварительного аппарата и крайнем разнообразии пищевых материалов процессы пищеварения у насекомых оказываются весьма развитыми и сложными. Эта сложность увеличивается, как указано выше, в громадном числе случаев периодичностью смены характера пищеварения в зависимости от метаморфоза: пищеварительные процессы, приуроченные преимущественно к личиночной фазе, часто резко сменяются во всех отношениях у фазы имагинальной, нередко совершенно у нее отсутствуют и почти всегда, особенно у форм с полным метаморфозом, протекают прерывисто, затихая или совершенно прекращаясь во время линек и нимфального периода. Общая сложность, высокая дифференциация, периодичность, смена характера, часто катастрофическая, и нередкая приуроченность во времени лишь к одной фазе существования представляют черты пищеварения, своеобразные для насекомых.

Далее, более интимными особенностями пищеварения у насекомых являются: во-первых, богатство и разнообразие ферментных процессов и специализация установленных на них ферментов при недостаточности или отсутствии морфологической специализации выделяющих их желез; во-вторых, обусловленное этим крайне неполное разделение труда в эпителии энтодермальной части кишечника, служащем одновременно целям и секреции, и всасывания, и синтеза всосанных веществ, и даже экскреции отходов; в-третьих, приурочение почти всех процессов пищеварения и всасывания именно к среднему энтодермальному отделу кишечника и слабое участие в пищеварении отделов эктодермальных, переднего и заднего; в-четвертых, своеобразное усложнение в процессах пищеварения и всасывания, создаваемое наличием перитрофических оболочек.

Морфологически кишечник насекомого распадается на три главных отдела: передний — prointestinum или stomodaeum эмбриологов, состоящий из глотки, пищевода, зоба и мышечного желудка; средний — mesenterum, состоящий из желудка собственно, и задний — postintestinum или proctodaeum эмбриологов, охватывающий тонкую, толстую и прямую кишки; конечно, терминология этих отделов кишечника условна и не соответствует ни анатомически, ни физиологически терминологии отделов кишечника позвоночных с этими же обозначениями. Только средняя кишка не имеет кутикулярной, хитиновой выстилки. При входе в ротовую полость открываются головные или «слюнные» железы, особенно хорошо развитые у прямо-, перепончато- и полужесткокрылых. В среднюю кишку часто впадают слепые придатки, представляющие собою вообще лишь «дивертикулы» кишки и выстланные тем же эпителием, а в заднюю кишку при ее начале открываются мальпигиевы сосуды, так что весь пищеварительный тракт у насекомых не имеет, кроме слюнных и других желез переднего его отдела, никаких специализированных желез, и вся секреторная деятельность его сосредоточена на эпителии средней кишки и слепых ее дивертикулов. Функциональное деление кишечника соответствует морфологическому: передняя кишка с ее подразделением является резервуаром, местом дальнейшего измельчения и некоторой предварительной химической обработки пищи, средняя кишка представляет место главнейших химических процессов пищеварения и задняя — преимущественно место скопления отходов пищеварения и выделения.

§ 17. Введение пищи и ее механическая обработка. — Прием пищи может совершаться или через кишечник — при энтеральном питании, или через наружную поверхность — при питании паренте-

ра ль н о м. По способу приема пищи и ее измельчению при нем все беспозвоночные могут быть поделены (Yonge): во-первых, на «микрофагов» — поглотителей мелких и мельчайших частиц, добываемых помощью псевдоподий и мерцательных ресничек, и щетинок;¹ во-вторых, на заглатывателей крупных масс или частиц: или целиком без дробления, или после жевания; в-третьих, на сосателей жидкостей; в-четвертых, на переваривающих пищу выделенными пищеварительными соками вне тела, при экстринтестинальном пищеварении (§ 48).

Из насекомых к микрофагам, захватывающим из воды мельчайшие частицы, относятся прежде всего личинки комаров; они хватают все, что может пройти через глотку, хотя большая часть заглощенного проходит весь кишечник без изменения; часто даже и в задней его части инфузории и коловратки оказываются еще живыми (Hinman). Личинки *Anopheles* грызут пищу, соскабливают ее с подводных предметов, в виде «перифитона», заглатывают целиком мелких рачков из *Ostracoda* и *Cladocera*, отфильтровывают из воды мельчайшие живые организмы из «нанносестона» и «микросестона» размерами от 5 до 60 микронов, и в условиях опыта отфильтровывают частицы туши, кармина до 0.1 микрона диаметром и даже частицы колларгола Crede, но они не отфильтровывают частиц «растворимого» крахмала в 5 микронов; в чистой естественной прудовой воде, с фильтрацией ее или без фильтрации, они не достигают четвертой стадии; после фильтрации через шамберленов фильтр развитие еще идет, но очень плохо (Шипицина). С другой стороны, опытами доказано, что эти личинки могут питаться и только мелкими коллоидно-дисперсными частицами, может быть, жира и белка, уже отфильтрованной воды (Беклемишев).

Личинки комаров не развиваются вполне среди стерилизованного и мертвого органического материала, так же как и в чистых культурах *Chlorella* и в воде их естественных бассейнов, стерилизованной в автоклаве; но прибавление к этой воде живых бактерий создает подходящий пищевой субстрат: личинки *Aedes argenteus* развиваются в воде этих бассейнов, пропущенной через беркефельдов фильтр, даже и без прибавления бактерий; следовательно, для питания их могут служить растворенные или коллоидные вещества; эти вещества разрушаются в автоклаве и продуцируются бактериями; далее, стерилизованные яйца *Anopheles* развиваются нормально в фильтрованной прудовой воде, а личинки из них живут до 11 дней, обнаруживая и прирост; в стерилизованном диализате прудовой воды яйца также дают личинок, но последние гибнут через 2 или 3 суток; в недиализованном же фильтрате они живут и дают прирост до 6-го дня и в стерильных условиях; из сравнения всех этих сроков можно заключить, что и истинно растворенные вещества также играют некоторую, добавочную роль при питании (Hinman).

¹ Подвижные щетинконосные аппараты, производящие вихри воды, направленные к ротовому отверстию, и аппараты, фильтрующие из этих токов пищевые частицы, устроены разнообразно; например, «вихревой» аппарат у личинок *Simulium* представляет собой парные придатки верхней губы; для его действия необходима скорость тока воды от 0.19 до 1 м при оптимуме в 0.6—0.7 м в секунду (Fortner). «Глоточные ребра» у личинок *Calliphora* при примешивании к пище угольного порошка заполняются его частицами в Т-образных между ними канальцах; этим доказывается их фильтрующая функция (Roy). У личинок круглошовных мух глоточное пространство поделено на верхний и нижний отделы, между которыми расположено нечто вроде продольного фильтра (Hennig).

Заглатывателей целиком пищи, более или менее крупной по отношению к величине тела, среди насекомых нет; насекомые представляют, главным образом, «дробителей» пищи, причем это дробление не может быть названо настоящим жеванием, которое перетирает пищу — жевание есть привилегия млекопитающих с их гетеродонтным зубным вооружением. Слизиывание и сосание пищи являются среди насекомых также чрезвычайно распространёнными актами приема пищи; экстраинтестинальное пищеварение наблюдается сравнительно редко (Jordan); парентеральный способ питания только подозревается (§§ 46 и 49).

§ 18. Акт дробления пищи. — Захватывание пищи у насекомых совершается жвалами, изредка нижней губой, например у личинок стрекоз, или передними ногами у *Mantis*, еще реже специализованными усиками — у *Corethra*. Д р о б л е н и е или «жевание» производится жвалами и нижними челюстями; смыкание жвал при жевании совершается сильно развитыми мышцами — флексорами, по одной с каждой стороны, занимающими большую часть переднего отдела черепной коробки, а размыкание — экстензорами, гораздо менее сильными. О силе мышц жевательного аппарата в некоторых случаях можно судить по крепости раздробляемого ими материала; так, личинки и имаго рокохвостов (*Siricidae*) и усачей *Cerambycidae* прогрызают ходы в древесине иногда весьма твердых пород, часто совершенно высохших, и дробят ее на мелкие частицы; жуки-железники *Procrustes* дробят крепкие раковины моллюсков; отмечены случаи, когда сила жевательных мышц и острота жвал насекомых преодолевают сопротивление даже металла, хотя и мягкого (Demarest, Erichson), так: личинки *Callidium* прогрызали свинцовую обшивку корабля (Audouin), *Bostrychidae* дырявили свинцовые крыши (Emu), *Apate capucina* прогрызала набор из типографского сплава (Du Boys), *Sirex gigas*, *Paururus juvencus* и *P. noctilio* прогрызали свинцовую и цинковую выстилку пола (Pax), *Dermestes vulpinus*, *Xylobiops sexdentatus*, *X. basilaris* и *Scobicia declivis* (Snyder), а также шмели *Xylocolpa* (Hesse) оказались вредителями телеграфных и телефонных кабелей, прогрызая их свинцовую, оловянную и цинковую обкладку; описаны многие случаи порчи воздушных электрических кабелей жуками *Bostrychidae*, *Cerambycidae*, *Calandra*, *Tribolium*, причем продырявливание ими обкладки производилось или «первично» — начиная со свинца, или «вторично» — при продолжении прогрызания из дерева (Horn); то же делают и *Xylocolpa* (Ladell).¹

Верхняя и нижняя губы при дроблении пищи поддерживают ее сверху и снизу, нижняя отчасти поворачивает пищевой комок, и обе своими нервными аппаратами участвуют в восприятии вкусовых ощущений. Некоторое размельчение производится, повидимому, также нижними челюстями, причем движение жвал и нижних челюстей чередуются между собою (Plateau). Жвалы движутся, описывая в общем круговую дугу около 30°; челюсти обладают тремя суставами, и поэтому их движение

¹ В опытных условиях *Dermestes* прогрызает пластинку свинца 0.2 мм толщины в 6 часов, а пластинку олова — в 36 часов (Baueг и Vollenbruck).

сложнее: их вершины описывают также почти круговые дуги, но над хордой, простирающейся спереди и снаружи внутрь и назад так, что при движении ко рту описывается дуга над этой хордой по направлению к срединной плоскости тела (Jordan).¹

Детали акта дробления, стоящие в зависимости от качеств пищи и развития дробящего аппарата, чрезвычайно разнообразны, равно как весьма разнообразна и тщательность «пережевывания». Плотоядные жуки мясо пережевывают плохо; так, *Carabus* и *Dytiscus* почти не измельчают его а только мнут, обливая выделениями кишечника; наоборот, стрекозы превращают свою пищу в тонкую и нежную кашу из кусочков не более 0.1 мм (Jordan); саранчевые и кузнечиковые отгрызают растительную пищу лентами; гусеницы бабочек даже не столько откусывают частицы листа, сколько отрывают их, захватывая жвалами и отрывая при помощи мышц головы и шеи (Поярков; § 65).

§ 19. Акт слизывания или лакания. — Недоразвитие или потеря жвал обуславливают лижущий или лакающий тип приема пищи, например у *Trichoptera*. Комбинация развитых жвал вместе с модифицированными в сосательную трубку двумя максиллярными парами ротовых конечностей создает соединение рта жующего с лижущим и сосущим у *Hymenoptera*. Движение языка пчелы и «ложечки» на его конце, лакающие и слизывающие (Reaumur, Leuckart, Beilepsch) нектар и одновременно всасывающие его капиллярными каналами (Swammerdam), в соединении с вполне развитыми и прекрасно функционирующими жвалами создают, может быть, тип наиболее универсального аппарата для приема пищи.² Так, у домашней пчелы в результате сложных движений нижней губы и челюстей получают: подача жидкостей кверху черпающими частями «хоботка», капиллярное притяжение по трубчатым пространствам и насасывание сверху (Snodgrass, McIndoo); последний автор сравнивает питье пчелы с питьем

¹ При рассмотрении специально функций жвал в типично жующем, так называемом «ортоптероидном» рте — формы их сочленений, направления движения, мускулатуры, дробящих поверхностей, направления осей суставов — приходят к выводу, что установление этих функций для жвал, отдельно взятых, затруднительно: они тесно связаны со всем комплексом ротовых частей (Weber).

² Действие «хоботка» пчелы издавна описывалось следующим образом. Основа действия — капиллярное притяжение, благодаря которому, равно как и при помощи движения некоторых полостей, нектар поступает в полость перед hypopharynx; здесь лопасти нижних челюстей образуют свободное пространство вроде чашки; жидкость из нее может достать свешивающийся сверху epipharynx, обращенный над передней частью hypopharynx и могущий прикрывать своим концом чашку; в пространстве между этими частями жидкость достигает глотки; дальнейшее поступательное движение нектара обуславливается движениями перепончатых частей hypopharynx и epipharynx, которым помогают сократительные движения глотки; к этим движениям в области головы присоединяются легкие изменения объема глотки, совершающиеся вследствие ритмического притока гемолимфы из общей полости тела; наконец, вся голова меняет свое направление, а хоботок движется вперед и назад (Breithaupt, Cheshire, Sharp). В глотке *Vespa vulgaris* эластичность выстилающего ее хитина действует с одними мышцами, очевидно дилататорами, однозначно, с другими, констрикторами, антагонистично; proventriculus вместе с глоткой действует, как насос (Green).

человека из горсти, другие (Zander) — с питьем через соломинку, при котором находится в движении язык (Snodgrass).

Подробности акта сосания у пчелы описываются (Snodgrass) следующим образом. В жидкость погружается хоботок с концами максилл, причем концевые членики губных щупиков торчат в стороны, а конец языка высовывается дальше всех частей, загибаясь назад и совершая движения вперед и назад, что легко наблюдать, подкрасив мед эозином или кармином, по движению пузырьков в нем; максиллы остаются неподвижными; движения языка совершаются движениями всей нижней губы вместе с ее щупиками; когда губа оттягивается назад мышцами, идущими к *mentum*, то *submentum* поворачивается в своем сочленении с *logum* и становится под прямым углом к *mentum*; независимо от этого язык совершает собственные движения вверх и вниз; *glossae* и *paraglossae* втягиваются в *mentum* мышцами внутри его; наконец, внутри языка находится гибкий стержень с прикрепляющимися к нему мышцами: мышцы сгибают его у основания, а разгибается он в силу собственной эластичности; при всем этом сперва, вероятно, приходят в действие капиллярные силы, а затем активное насыщение со стороны глотки с ее сильными мышцами (Snodgrass). Весь процесс описывается также и несколько иначе (McIndoo), но эти описания не согласованы с установленными уже фактами (Wolff, Zander, Snodgrass). Между прочим полагали, что когда пчела сосет малое количество нектара, то последний поднимается по вентральному желобку на языке, а слюна опускается книзу по узкому желобу в стержне *glossa*, и оба тока встречаются в каналах под *paraglossae* (McIndoo); это наблюдение другими отрицается (Snodgrass).

При облизывании твердого сахара пчела, очевидно, сперва выделяет растворяющую его слюну; движения согнутого назад крючком языка при этом те же, что и при сосании; кривые волоски верхней поверхности *labellum* трутся при этом о сахар (Snodgrass). При подобном же акте слизывания мухи, в частности муха *Calliphora*, могут отфильтровывать жидкую пищу от нерастворимых частиц, могут всосать жидкость, не фильтруя ее, могут, выпуская слюну, растворять ею твердые частицы пищи (Graham-Smith).

§ 20. Акт сосания. — Чисто сосущий тип рта, приспособленного только к жидкой пище и чрезвычайно разнообразно построенного, сводится к образованию желобоватых трубок и капиллярных пространств между ними; в общем картина сосания описывается в следующем виде: пищевая жидкость, поднимающаяся по желобам и трубкам в силу капиллярности, насыщается кроме того внутрь рта и прогоняется в пищевод движениями глоточной полоски, сокращающейся и расширяющейся, подобно насосу, при помощи мышц дилататоров, отходящих от ее стенок и прикрепляющихся к стенкам черепной коробки, и при помощи сфинктеров из кольцевых мышц, запирающих и открывающих полость глотки и полость пищевода (Pantel, Berlese, Bugnion).

У полужесткокрылых при вкалывании пучка колющих щетинок в субстрат и вытягивании из него жвалы работают, чередуясь между собою, а челюсти совместно; при извлечении щетинки скользят по охраняющей и направляющей их нижней губе (Smith, Weber). Акт укола и сосания у постельного клопа описывается следующим образом: хоботок устанавливается вертикально; сокращением протракторов жвалы и челюсти накалывают кожу; нижняя губа укорачивается телескопически, и жвалы с челюстями входят в кожу глубже; наклоном и обратным поднятием

головы они надпиливают стенки образующегося канала зубчиками на жвалах; при насасывании крови колющие части спокойны, при окончательном вынимании хоботка они вытаскиваются в несколько приемов, обратных тем, что были при уколе (Kemper). У тлей и цикадок при проколе растительной ткани жвалы плотно прилегают к челюстям и действуют как единый стилет; при обратном вытягивании его жвалы могут несколько отходить в стороны; челюсти самостоятельных поступательных движений, повидимому, не производят; жвалы же могут самостоятельно выдвигаться и отходить назад, чем способствуют углублению челюстей, обладающих большой гибкостью; прокол как эпидерма, так и клеточных стенок производится исключительно через нажим, всасывание — путем отрицательного давления в глотке; у *Myzus* стилеты вонзаются в эпидерм и проходят чаще внутриклетно, чем межклетно; проникнув в клетку, они делают концами качательные движения; при прохождении сквозь оболочки они прямые и неподвижны; за полчаса хоботок проходит 5—6 слоев клеток (Сухов). Сосущие полужесткокрылые, особенно тли, добывают питательные соки преимущественно из флоэмы (Smith, Davidson, Horsfall). С самого начала проникания стилетов в ткани в месте укола выделяется жидкий секрет из слюнных желез, который не растекается, но свертывается в виде геля, образует род чехла или футляра вокруг стилетов и остается в ткани (Stokey). Объем слюны, выделяемой при уколе, оценивается методом определения полония в питательных растворах через его радиоактивность, за сутки в 8.10% от объема поглощенного растительного сока (Hamilton). В состав вещества футляра у *Empoasca* и *Stictoccephala* входят белки, из аминокислот аргинин, аспарагин, глютамин, триптофан, тирозин, хитин; нет ни муцина, ни растительных веществ из пораненных тканей (Smith). Ориентиром для нахождения пути стилетов к флоэме служит, вероятно, градиент pH тканей; так, например, паренхима свеклы имеет pH в 5.9, сок из нее 5.7, флоэма 8, а слюна *Eutettix* 10—11 (Fife).

Среди двукрылых наблюдения над актом сосания довольно многочисленны для комаров (Howard, Dyar, Knab, Genna). Глоточный насос у *Culex* и *Anopheles* представлен треугольной камерой с мышцами-дилататорами по краям и со сфинктером при начале пищевода (Christophers, Schaudinn); таким образом у двукрылых, в частности у *Culicidae*, должно признать сосательный аппарат построенным по типу насоса с отрицательным давлением; нагнетание насоса бывает иногда так велико, что насасываемая кровь прогоняется сквозь весь кишечник и выступает каплями из анального отверстия;¹ колющий аппарат этого насоса состоит из пиловидно зазубренных стилетов — мандибул и максилл, сосательной трубки из верхней губы и *hypopharynx* и направляющего аппарата из нижней губы, с двумя «оливами» на конце; сокращения мышц, управляющих этим насосом, чередуются таким образом, что вслед за расширением глоточного пространства при замыкании сфинктера пищевода и сфинктера глоточного следует, вторым темпом, расширение переднего отдела пищевода (Kraepelin),

¹ У паразитической мухи *Bassilia* при акте сосания идет все время ритмическое выделение экскрементов (Hase).

при открывании пищевода сфинктера и замыкании глоточного; этим ритмом обеспечивается насасывающе-толкающее действие насоса, прогоняющее пищу внутрь кишечника. Несомненно, что координация сокращений черепных мышц и мышечных сфинктеров совершается через посредство центральной нервной системы, так как подобная система затворов не является механической системой, какова, например, система клапанов сердца.

При сосании комара капли его слюны, выделяющейся из вершины подглоточника, повидимому не только при приеме пищи, попадают в сосательную трубку и видны в ней как колонки жидкости, чередующиеся со столбиками воздуха; последние представляют большое сопротивление при капиллярном поступании жидкости вверх по трубке; удается получить «насильственное» сосание путем отгибания назад футляра сосательной трубки — нижней губы — или отрезания конца хоботка с его *labellae*; тогда наступает всасывание без разбора всякой жидкости, даже едкой; подъем всасываемой жидкости и слюны в сосательной трубке обуславливается прежде всего нагнетательным действием глоточного насоса, который после наполнения ротовой полости действует некоторое время непрерывно; при насильственном сосании давление в кишечнике доходит до того, что лопаются брюшко; отрезанная голова продолжает производить сосательные движения; получается впечатление, что насильственное сосание, при котором конец хоботка не покрыт нижней губой, представляет механически-рефлекторный акт, в нормальном сосании хоботка — волевой (*Fuellerborn*). Приблизительно то же наблюдается при сосании комарами с отогнутой нижней губой жидкостей из капиллярных трубок или при нормальном положении губы из свободной капли; пузырьки воздуха в сосательной трубке возникают, повидимому, от ритмического погружения в жидкость и вынимания из нее хоботка (*Malcolm*).

Этот же механизм сосания присущ, очевидно, многим перепончато-полужестко- и двукрылым (*Meinert*, *Dimmock*, *Becher*, Штейгель). Впрочем у перепончатокрылых сосание представляет собою, повидимому, нацело капиллярный процесс, совершающийся без участия отрицательного давления, необходимого для действия насоса. У *Asilus* глоточная полость имеет вид трехстенной крепкой камеры, раздвигание стенок которой сразу сильно увеличивает ее объем и обуславливает при замкнутом кольцевым сфинктером пищеводе насасывание жидкости со стороны хоботка (*Graber*). Движения ротовых частей и регуляция их у личинки слепня при сосании также своеобразны (*Isaac*). Акт сосания у *Mallophaga* из родов *Physostomum*, *Nirmus*, *Menopon* и других, которые якобы сосут кровь, не рачья кожи, по крайней мере без видимых поражений (*Kotlan*), не описан. У блох при сосании кишечник производит пульсирующие присасывательные движения (*Faasch*).

Дальнейшее продвижение насосанной жидкости описывалось по крайней мере у комаров следующим образом: из пищевода и его дивертикулов насосанная кровь прогоняется пульсациями в среднюю кишку, причем, пока дивертикулы не наполнены, загвор в среднюю кишку закрыт, а в глотку открыт; но затем, после того как дыхательные движения нагнали гемолимфу комара к дивертикулам и она давит на них, начинаются пульсации насоса, с ритмом по 4 или 5 на одно дыхательное движение, глотка закрывается, клапан в среднюю кишку открывается и кровь прогоняется в последнюю (*Schaudinn*). Эти наблюдения оказываются далеко

не полными; именно когда *Anopheles*, проколов кожу, сосет кровь, то последняя поступает прямо в среднюю кишку, если же он сосет какую-либо «свободную» жидкость, без прокола, то она поступает в зоб (Falleroni, Долматова), а затем и лишь порциями переводится в среднюю кишку (Boissezon, McGregor). При этом поступление жидкости в зоб или среднюю кишку не зависит от ее свойств, например концентрации ее солей, температуры, дефибринирования в случае крови, а связано с рефлекторным механизмом сосания; это доказывается, между прочим, путем легкого наркоза насекомого табачным дымом (Сергиев), при котором этот механизм расстраивается и часть заглоченной свободной жидкости может поступать и прямо в среднюю кишку (Сергиев, Долматова); кровь, поступающая большими глотками, задерживается в средней кишке благодаря немедленному сокращению ее заднего сфинктера, но обычно одна капля ее успевает проскочить и далее и немедленно выделяется из анального отверстия (Беклемишев). Этому «правилу» (Falleroni) подчиняются, повидимому, и другие кровососущие двукрылые — слепни (Олсуфьев), москиты (Долматова), *Stomoxys* (Кузина). Однако у *Glossina* кровь заглатывается в зоб и переводится в среднюю кишку затем постепенно (Lester и Lloyd); то же происходит у *Musca* и *Calliphora*, питающихся открытыми жидкостями (Graham-Smith).¹ У *Haematopota* кровь заполняет сперва среднюю кишку и лишь затем, когда последняя полна, изливается в зоб (Gameron); впрочем, другими исследователями последнее наблюдение отрицается (Олсуфьев). Сладкие растворы, всосанные самками *Tabanus* и *Aedes* после прокола искусственной перепонки на стеклянном сосуде, поступают также в среднюю кишку; следовательно, как только что указано, причина разного пути жидкости не в ее природе, а в координации движений ротовых частей и сфинктеров в разных отделах кишечника, несомненно, через нервную систему (Олсуфьев); приблизительно те же факты и их толкование приводятся и для *Anopheles* (Долматова).

По одним данным, у *Anopheles* с отрезанной нижней губой при сосании крови без прокола кровь попадает в среднюю кишку (McGregor, Fuellerborn); по другим, это отрезание нижней губы не обеспечивает полного попадания крови в среднюю кишку (Долматова). При сосании самкой *Tabanus* крови участвуют все ротовые части, кроме нижней губы, при лизании сладких свободных жидкостей — только нижняя губа (Олсуфьев).

У чешуекрылых глоточная насыщающая камера имеет сферическую или яйцеобразную форму, и затворы, при сокращении камеры замыкающие жидкости обратный ход в хоботок или выступание пищи из пищевода в глоточную камеру при ее расширении, особенно ясны (Kirbach, Burgess); расширение камеры происходит путем поднятия ее верхней стенки тремя идущими к лобным и темянным склеритам черепной коробки дилататорами, причем затвор к пищеводу замыкает доступ пищевых масс из зоба, а сокращение камеры — путем сокращения продольных и поперечных мышечных волокон ее верхней стенки и, следовательно, уплощения камеры, причем

¹ У *Calliphora* жидкая пища поступает сначала в зоб, оттуда порциями переводится в среднюю кишку; однако если к жидкости примешано много твердых частиц, то она прямо направляется в мышечный желудок и среднюю кишку, минуя зоб (Graham-Smith).

затвор к ротовому отверстию замыкает выход пищи обратно в хоботок (Kirbach), спиральное завертывание последнего при покое происходит пассивно благодаря упругости его тканей, а развертывание — при помощи продольных мышц¹

Расширение зоба, в виде так называемого «сосательного желудка» многих чешуекрылых и двукрылых, которому приписывалась обычно (Burmeister, Breitenbach) роль насоса жидкости, представляет собою ни что иное, как вздутие зоба, сидящее на стебельчагом основании, не имеет никакого отношения к процессу сосания и является резервуаром для жидкой пищи. У многих форм, особенно у шелкопрядов, не принимающих в имгинальной стадии пищи вообще, этот «сосательный желудок» содержит только воздух; в таких случаях ему совершенно бездоказательно приписывается аэростатическое значение.

Химические условия пищеварения

§ 21. Вводные положения — Все процессы обмена — ассимиляции и диссимиляции, а в их числе и пищеварения — происходят под действием биологических катализаторов, именуемых ферментами или энзимами, по своему действию ферменты являются агентами, ускоряющими реакции, но не входящими в состав результирующих продуктов, ускоряющее действие их чрезвычайно велико, ибо скорость самой реакции без участия фермента иногда бесконечно мала, однако вероятно, что действие ферментов не вполне идентично с действием катализаторов может быть, они участвуют в реакции, образуя соединения, тотчас по образовании распадающиеся. По своему составу ферменты безусловно связаны с белками иногда они являются белками непосредственно, иногда представляют собою их ближайшие дериваты, по одним воззрениям, каждый фермент является единым простым белковым веществом (Northrop), по другим, — двухкомпонентной системой из активной группы агоната и коллоидного ее носителя ферона (Kraut, Willstaetter). Два основных каталитических процесса характеризуют расщепление органических веществ — гидролиз и десмолиз. В процессе гидролиза вещество распадается при участии воды и становится растворимым и диффундирующим, гидролиз является первичной стадией, происходит путем нарушения вторичных связей углерода с кислородом или азотом, протекает без выделения энергии и обуславливает, в частности, процессы пищеварения. Десмолиз ведет к разрыву углеродных цепей, происходит без участия водных молекул, связан со значительным выделением энергии, обуславливает процесс дыхания и является ведущим звеном диссимиляционного процесса. Ферменты гидролиза — первичного процесса — называются «гидролазами», ферменты десмолиза — окончательного расщепления

¹ С другой стороны указывается, что распрямление хоботка у чешуекрылых производится давлением гемолимфы через основные членики нижней челюсти и сокращениями трех пар мышц в них и что нижнегубная мускулатура, кроме мускулатуры шупиков, нацело отсутствует (Schmitt)

питательных веществ с освобождением энергии — называются «десмолазами»; гидролазы — это пищеварительные ферменты; десмолазы — это дегидразы как переносчики водорода, оксидазы, как переносчики кислорода, — это агенты дыхания и общего тканевого обмена.

Количество вещества, расщепляемого данным количеством фермента, не ограничено; но время расщепления и количество его продуктов зависит от количества фермента; далее, фермент ускоряя реакцию, не влияет на результирующее взаимодействие продуктов: последнее зависит, главным образом, от массы реагирующих тел; отсюда следует, что направление действия фермента может быть и обратным — синтетическим; однако синтез идет несравненно медленнее анализа. Ферменты характеризуются: специфичностью действия — только на одно данное вещество; зависимостью этого действия от концентрации водородных ионов среды, имея каждый свой оптимум pH; зависимостью действия от температуры с высшим пределом до 100°, имея каждый свой температурный оптимум, и временем действия.

Температурный оптимум пищеварительных ферментов весьма относителен, и идентичность ферментов по температуре их действия не установима: оптимум для «данного» фермента у теплокровных животных может лежать около 37—40° и в то же время у холоднокровных — в области 15—30°; с другой стороны, весьма вероятно, что и ферменты при этих разных температурах в иптимной их структуре не идентичны. Определения оптимумов температуры и pH для действия пищеварительных ферментов вне тела, *in vitro*, дают числа, отличные от чисел определения их в теле вследствие отсутствия всасывания и удаления продуктов ферментации *in vitro*.

В свою очередь оптимум pH зависит от температуры и природы субстрата, причем иногда наблюдаются два, даже три оптимума при прочих равных условиях; некоторые (Jordan) утверждают, что и вообще у беспозвоночных и, следовательно, у насекомых нет постоянства в оптимуме pH для ферментов, и прибавление электролитов при определении pH уже прямо влияет на этот оптимум (Ringer).

Высказывается мнение (Благовещенский), что протеолитические ферменты беспозвоночных, по их иным температурным коэффициентам при одной реакции, носят иной характер, чем ферменты позвоночных, и нуждаются в подробном исследовании, различия связаны со строением ферментов и, вероятно, их коллоидных носителей. Несмотря на эти указания, все же нельзя не признать весьма значительного сходства ферментных процессов у насекомых с таковыми у позвоночных (Wigglesworth) — они активируются и тормозятся теми же агентами, например, амилаза из слюны таракана инактивируется так же, если она путем диализа освобождена от хлоридов (Wigglesworth); липазы — совершенно те же, что и у позвоночных (Schlottke). Тем не менее ферменты насекомых более «приспособлены» к pH, характерному для данной формы, так: амилаза таракана, с его выраженной кислотностью в зобу, имеет оптимум действия при pH в 5.9 (Wigglesworth), и она же у гусеницы тутового шелкопряда в щелочной средней кишке имеет оптимум при pH в 9.5 (Shinoda). Вопросы о других, уже специфических активаторах и парализаторах пищеварительных ферментов, вроде энтерокиназы для трипсина, соляной кислоты для пепсина, желчи для липаз, на насекомых не разработаны, можно говорить только о вероятности «зоокиназы» в виде восстановленной формы глютатиона.

При действии ферментов гидролиз, в простейшем случае дисахарида, ведет к присоединению к одному из получающихся моносахаридов

водорода, к другому — гидроксила. Ферментный гидролиз дробит крупные частицы пищевых веществ до тех пор, пока они не потеряют своих коллоидных свойств и не приобретут величины, при которой смогут проникать сквозь поры животных перепонок. Наконец, действие одних ферментов является более общим и окончательным, других — частичным; так, *п р о т е а з ы* не доводят расщепления до мыслимого конца, и их сопровождают *п е п т и д а з ы*, заканчивающие процесс расщепления белков уже до аминокислот (§ 31).

Вырабатываются ферменты, собственно, каждой клеткой организма, и одни из них — *э к з о ф е р м е н т ы* — выделяются из нее наружу, в полостные жидкости тела; другие — *э н д о ф е р м е н т ы* — остаются внутри клеток и тканей; пищеварительные ферменты относятся к первым; вторые — ферменты внутритканевого обмена.

Наблюдений над ферментными действиями у насекомых очень много, но они не систематизованы, не точны и произведены в большинстве случаев по методике, применяемой на позвоночных. Для обнаружения ферментов обычно пользуются методом экстрагирования их из исследуемых тканей и органов. Более точный метод испробован на пчелах, которых кормят данным, испытуемым на фермент веществом и сравнивают длительность их жизни с контрольными, голодающими пчелами, которые получают только воду (Phillips, Bertholf, Vogel; § 87); однако доказательство наличия ферментов путем переживания потребителей на чистых компонентах пищи (Phillips, Vogel, Bertholf, не безусловно, ибо не исключена возможность всасывания этих компонентов и без их переваривания; далее, и метод экстрагирования и только что упомянутый метод селективного кормления не гарантируют невмешательства в опыт внутритканевых ферментов; кроме того, высказывается справедливое подозрение, что значительное число кишечных ферментов у насекомых не принадлежит им, а выделяется кишечными симбионтами и паразитами (Phillips); это подозрение подтверждается тем наблюдением, что у стерилизованных пчел обнаруживается в кишечнике только три фермента вместо девяти, находимых до стерилизации (Brown).

§ 22. Знак активной реакции пищеварения. — Все химические реакции живого вещества подвержены влиянию гидроксильного и водородного ионов; последние имеют даже определяющее значение для биологических процессов. Вопрос о знаке химической среды, в которой протекает действие ферментов и вообще пищеварение у насекомых, является, следовательно, первым для характеристики всего пищеварения; рН среды определяет гидролитическую работу ферментов. Вопрос этот вызвал много разноречивых данных. Показания реакции разных отделов кишечника обычно объединялись в следующем положении: у плотоядных и всеядных насекомых выделения среднекишечных желез — «желудочный сок» — имеют слабо выраженную кислую реакцию (Jousset de Bellesme, Plateau); у травоядных реакция преимущественно щелочная, также слабо выраженная или нейтральная (Plateau), при значительном числе исключений (Kruegel); и в то же время опыты кормления пищей с примесью лакмуса показывают, что реакция может быть разной на разных уровнях даже одной средней кишки (Ковалевский): например у личинки *Tenebrio molitor* в передних двух ее третях она явственно кислая, а в последней явно щелочная, причем отделяющая эти области разных реакций линия соответствует также и гистологически некоторой смене строения эпителиальной выстилки желудка

(Biedermann). У личинок мух *Calliphora* при кормлении их лакмусом щелочной оказывается передняя часть средней кишки, а кислой только часть ее заднего отдела; точнее: щелочными оказываются первые 2 мм ее длины, затем следуют 1—2 более или менее кислые, а за ними 3 мм щелочные (Weinland).¹ Причиной этой двойственности является, вероятно, сильная щелочность передней кишки: она, распространяясь ниже, обращает обычно кислую реакцию передних отделов средней кишки в щелочную (Ковалевский, Biedermann). У личинок *Lucilia* короткий средний участок средней кишки сильно кислый, с pH в 3.0—3.5, а оба с ним соседние имеют pH в 7.5, кроме самого заднего конца, где pH равна 8.0—8.5 вследствие образования аммиака (Hobson). Подобная же область с pH в 3.0 находится в месте соединения средней кишки с задней и у древоядных *Zootermopsis* (Randall и Dooby); кислотность, может быть, вызвана в этих случаях фосфорной кислотой (Hobson). Кормление пчелы медом, подкрашенным лакмусом, дает в средней ее кишке реакцию явно щелочную: обычная кислотность меда нейтрализуется (Petersen). У нормальной пчелы концентрация фосфатов в среднекишечной кашице равна 0.046 мол., то есть почти в 5 раз больше, чем в гемолимфе, где она равна 0.01 мол., в то время как экскременты пчелы содержат фосфатов только 0.005 мол. (Hoskins и Harrison).

Противоречивые, главным образом старые данные относительно реакции кишечника у насекомых можно иллюстрировать следующими примерами: у гусеницы тутового шелкопряда содержимое в средней кишке всегда щелочное, в задней — кислое (Bouchardot); у черного таракана выделения пищевода зоба и слюнных желез кислые, средняя кишка в верхней части нейтральная, в нижней щелочная (Basch), секрет слепых придатков средней кишки всегда слабо кислый (Jousset de Bellesme), секрет самой средней кишки всегда слабо кислый (Krukenberg, Miall, Denny, Swingle) или щелочной (Swingle); у голодающих *Cantharis* то же (Beauregard), но у голодающих гусениц щелочной (Biedermann и Moritz); у бабочки тутового шелкопряда секрет передней кишки, разъедающий нити кокона, сильно щелочной (Verson); у гусеницы *Tineola*, равно как у личинок *Dermestes* и *Anthrenus*, весь кишечник имеет щелочную реакцию, кроме резко кислой задней кишки (Sitowsky); у гусениц *Bombyx*, *Euproctis*, *Lymantria*, *Hyponomeuta* и личинок мух *Calliphora* реакция кишечника всегда щелочная, лишь у шелкопряда иногда в задней кишке слабо кислая; у линяющих гусениц наблюдается постепенное падение щелочности (Straus); у азиатской саранчи чаще всего в передней кишке слабо кислая реакция, в средней и задней — щелочная (Ненюков); у имаго капустницы и крапивницы в слюнных железах, пищеводе, зобу и средней кишке она близка к нейтральной, в задней же кишке она более кислая (Ненюков); у личинок *Pertidae* секрет в передней кишке кислый, в средней в области впадения мальпигиевых сосудов — щелочной и в задней — кислый (Grau), и так далее. Пестрота этих данных объясняется тем, что далеко не всегда указывается индикатор реакции; между тем для выяснения истинной реакции необходимо брать не один индикатор; несравненно более точные результаты дает, конечно, определение концентрации водородных ионов.

Тем не менее вообще можно считать установленным (Plateau), что кислая реакция не только не обязательна для среднекишечного пищеварения

¹ Личинки *Calliphora* обнаруживают очень резкую кислотность, равно как и щелочность своей пищевой кашицы (Богданов).

у насекомых, каковою она является при желудочном пищеварении у позвоночных, но что, наоборот, у всех *Arthropoda* и в том числе у насекомых это пищеварение происходит при реакции нейтральной или щелочной и в главных чертах аналогично панкреатическому пищеварению позвоночных.¹ Наконец, — и это, может быть, самое важное обстоятельство, — необходимо иметь в виду, что ни в одном случае констатирования ясно кислой реакции не может быть речи о присутствии в пищеварительном соке у насекомых свободной кислоты, аналогичной, например, соляной кислоте желудочного пищеварения высших животных; кислая реакция пищевой массы часто или даже всегда зависит лишь от присутствия кислых солей, например кислых фосфатов натрия и магния, когда кошениль или красный лакмоид дают даже щелочную реакцию (Biedermann);² обратно, сильная щелочность средней кишки *Tenebrio* может возникнуть от бактериального воздействия (Biedermann). Таким образом, если признать, что свободная соляная кислота желудка позвоночных является не только фактором действия протеазы, именно пепсиназы, но вместе с тем и сильным дезинфицирующим средством, уничтожающим многих сапрофитных и патогенных микробов, то насекомым в такой дезинфекции кишечника приходится, повидимому, отказать.

Все вышеприведенные данные о знаке среды, основанные на показаниях цветных индикаторов, должны быть дополнены и исправлены определениями концентрации водородных ионов, pH, в жидкостях и выделениях разных отделов кишечника и его желез; данные этих определений довольно разнообразны, и главнейшие из них сведены в табл. 2.

Зависимость величины pH пищеварительных жидкостей от внешних и внутренних условий еще мало изучена у насекомых. Прежде всего очевидно, что активная реакция кишечных жидкостей тесно связана с таковой пищи и, следовательно, зависит от общего режима (Jameson и Atkins, Wigglesworth, Гальцова).

Соотношения между pH кишечного содержимого и pH пищи приводятся в следующих числах, без указания отдела кишечника: для пятой фазы гусеницы *Clysia ambiguella* 7.63; для ее пищи в виде ягод винограда 2.99 и его листьев 3.39; для зрелой гусеницы *Polychrosis botrana* 7.71, для ее пищи то же; для зрелой гусеницы *Pieris brassicae* 7.99, для капустного листа 5.77; для гусеницы *Vanessa urticae* 8.73, для листа крапивы 7.22; для *Dixippus morosus* в передней кишке 4.84, в средней 6.34, в задней 7.20, в пище в виде листьев плюща 5.76 и в листьях *Tradescantia* 6.78; для личинки *Tenebrio molitor* 6.75 и имаго 6.50 и для их пищи в виде давленого овса 5.76 (Staudenmayer и Stellwaag).

¹ Известная второстепенность значения той или другой реакции при среднекишечном пищеварении у насекомых доказывается между, прочим, теми наблюдениями, что секрет среднекишечных дивертикулов таракана переваривает фибрин почти одинаково и в слабо кислой и в слабо щелочной среде (Krukenberg).

² Прибавление к пище гусеницы тутового шелкопряда щавелевой, винной или лимонной кислот производит на пищеварение явно угнетающее действие (Платова).

Таблица 2

Насекомые	Ротовая полость или слюнные железы	Передняя кишка, главным образом зоб	Средняя кишка и ее дивертикулы	Задняя кишка	Наблюдатель
<i>Periplaneta orientalis</i> . .	6.9	4.6—6—2 ¹ или 4.8—5.2	6.2	—	Wigglesworth
<i>Blattella germanica</i> . . .	—	4.6—6.0	6.0—6.4	—	"
<i>Locusta migratoria</i> . . .	7.7	4.5	7.0—8.0	7.0—8.0	Ненюков и Парфентьев
<i>Calliptamus italicus</i> . . .	—	5.2—6.0	7.2—8.0	7.2—8.0	Ненюков и Тареева
<i>Melanoplus differentialis</i>	5.1—5.6	5.37—5.81	6.52—6.66, дивертикулы 5.98—6.23	5.86—6.58	Bodine
<i>Dissosteira carolina</i> . .	5.4	5.75	6.3, дивертикулы 6.05	5.95	"
<i>Schistocerca</i>	—	5.4	5.8, дивертикулы 5.45	5.75	"
<i>Orthoptera</i> (средние числа из 27 видов) . .	5.5	5.7	6.4—7.4; дивертикулы 6.2	6.4—7.2	"
<i>Bombix mori</i> , гусеница	—	—	передний ² отдел 9.0—9.8; задний ³ 9.2	—	Jameson и Atkins
" " имаго . . .	—	—	9.9—10.0	—	Гальцова ⁴
" " " . . .	—	—	5.2—5.8	—	Buddenbrock
" " " . . .	—	—	7.8—8.0	—	Демянковский, Гальцова и Рождественская
<i>Chironomus</i> , личинки . .	—	6.0—7.1	7.5	6.4	Crozier
" " " . . .	—	6.17—6.2	6.2—7.8	—	Krueger
" " " . . .	—	6.2—6.7 ⁵ и 7.0—7.2	7.2—7.8	6.0—6.6	Buddenbrock
<i>Laspeyresia molesta</i> , гусеница	—	6.8—7.2	7.2—7.3	7.2	Swingle
<i>Hypoderma bovis</i> , личинки	—	7.8	7.8	7.8	Ненюков
<i>Apis mellifera</i> , имаго . .	—	—	8.4—9.8	—	Krueger
" " " . . .	—	—	5.6—6.3	—	Kratky
" " " . . .	—	—	6.8	—	Armbruster
" " " . . .	—	—	6.25	5.45	Hoskins и Harrison
" " " . . .	4.6—7.0 ⁶	—	—	—	Kratky
<i>Tinea</i> , гусеница	—	—	6.8—8.4	—	Buddenbrock
<i>Potosia cypraea</i> , личинка	—	—	9.0	—	Werner
<i>Glossina</i> , имаго	—	—	6.4—6.5	—	Wigglesworth, Lester и Lloyd
<i>Dixippus morosus</i>	—	—	7.0—7.5	—	Castelnuovo
<i>Odonata</i>	—	—	6.8—7.2	—	Shinoda
<i>Zootermopsis</i>	—	5.2	5.2	—	Kandall и Doody
<i>Popillia japonica</i> , личинка	—	—	7.4—7.8	—	Swingle

Примечания. ¹ На смешанной пище 5.2 и даже 4.6, что обуславливается присутствием молочной кислоты в результате деятельности микробов в зобу, на белковой пище 6.2. — ² Щелочность в средней кишке соответствует 0.69% K₂CO₃ или 0.51% Na₂CO₃ (Hatano). — ³ В задней части всегда на 0.2 выше, чем в передней (Paillot). — ⁴ По другим наблюдателям: 7.2—9.6 (Sawamura), 8.4—10.3 и 9.18—9.84 (Shinoda), 9.2—9.8 (Tateiwa), 9.0—9.2 (Watanabe и Ono). — ⁵ 6.2—6.9 для мышечного желудка и 7.0—7.2 для пищевода. — ⁶ Более подробно: для глоточной железы рабочей 4.6—5.0 для мандибулярной железы трутня и рабочей 4.6—4.8, для грудной железы у всех форм 5.3—7.0 (Kratky).

Величина pH в 5.2 и даже в 4.6 в зобу у таракана на смешанной пище в присутствии большого числа микробов и молочной кислоты повышается до 6.2 при переводе насекомого на пищу белковую, при которой происходит и смена бактериальной флоры и изменение хода реакции. У прусака в зобу при кормлении его глюкозой pH падает до 4.4, вследствие окисления глюкозы в молочную кислоту, до 4.8 при кормлении лактозой и до 6.3 при кормлении белками (Wigglesworth). Для гусениц (Jameson и Atkins) и ручейников (Shinoda) характерна щелочная реакция в средней кишке при pH в 9.0—9.4; то же и у растенииядных жуков (Shinoda); однако и нерастенииядные гусеницы показывают ту же щелочность: *Galleria* 8.4 и *Tineola* в 9.9 (Duspiva). Более кислый знак реакции в зобу прямокрылых развивается вследствие развития в нем бактериальной ферментации (Plateau, Steudel). У гусеницы тутового шелкопряда pH в средней кишке при голодании повышается до 9.5—9.8, вероятно вследствие отсутствия пищи, то есть тутового листа с его pH в 5.0 (Jameson и Atkins); искусственное прибавление к листу кислот понижает pH и подавляет пищеварение (Платова); период усиленной еды повышает pH до 9.88, у старших фаз трех последних возрастов до 9.9 и 10.1, при флешерии 7.5, при желтухе 9.0, но при пембрии и бактериозах остается на нормальном уровне (Гальцова). Щелочность у этого насекомого обусловлена углекислым калием (Verson, Hatano) или также и натрием (Hatano); величина ее зависит от здоровья гусеницы и падает при заболевании (Гальцова, Omori, Tateiwa), а при голодании повышается до 10.0 и 10.1 (Tateiwa, Watanabe и Ono), равно как и во время линек — до 10.05 и 10.1 (Гальцова). Оптимальными величинами pH у тутового шелкопряда указываются: для действия протеаз и амилазы 9.5, для мальтазы 6.8 и для инвертазы 7.0, причем при этих величинах совершается якобы первый распад пищевых веществ в полости кишки, дальнейший же распад дисахаридов и пептидов происходит внутри эпителиальных клеток уже при реакции более или менее нейтральной (Shinoda).

Сыворотка овечьей крови с pH в 7.2 сохраняет в зобу мухи-цеце *Glossina submorsitans* в течение 3 часов после приема пищи эту величину, но изменяет ее в средней кишке на 6.6; плазма той же крови с примесью лимонной кислоты, с pH в 7.6, за этот же срок изменяет в зобу реакцию на 7.4, а в средней кишке на 6.5 (Wigglesworth). Крайняя кислотность в одной только определенной области средней кишки личинки мясной мухи *Calliphora* с pH в 3.0—3.5 обязана своим возникновением, повидимому, свободной фосфорной кислоте или ее кислым солям (Hobson). У личинок *Lucilia sericata* из карбогидраз наблюдается только слабая амилаза в слюнных железах; протеаза и липаза обнаружены в средней кишке; pH в среднем отделе средней кишки достигает 3.2, а в ее же заднем отделе 8.2 (Evans).

Точные данные по взаимоотношению величин pH средней кишки, пищи и гемолимфы, равно как и по изменениям pH кишечника за время пищеварительного процесса, сопоставлены в табл. 3 и 4 (Скрябина).

Из данных этих таблиц можно сделать предварительное обобщение, что рН у жуков и прямокрылых указывает на слабо кислую реакцию в средней кишке и слабо щелочную в гемолимфе, в то время как у гусениц чешуекры

Таблица 3

Объекты	рН кишеч- ника	Кормовое растение	рН листьев	рН гемолим- фы
<i>Gastrophysa viridula</i>	6.5	Щавель	3.5	—
<i>Dociostaurus maroccanus</i>	6.5	Сныть	6.6	7.4
<i>Calliptamus italicus</i>	6.6	Хлопок	6.5	7.3
<i>Locusta migratoria</i>	6.8	Пырей	6.4	7.3
<i>Hyponomeuta malinella</i>	9.2	Яблоня	6.1	6.6
<i>Porthetria dispar</i>	9.3	Дуб	4.6	6.8
<i>Pieris brassicae</i>	9.4	Брюква	6.5	6.8
<i>Operophtera brumata</i>	9.5	Липа	6.5	6.6
<i>Nygmia phaeorrhoea</i>	9.5	Черемуха	6.4	6.8
<i>Euxoa segetum</i>	9.7	Брюква	6.5	6.8
<i>Bombyx mori</i>	9.8	Шелковица	6.5	6.8

Таблица 4

Изменение рН средней кишки за время пищеварительного процесса

Время между на- чалом еды и опре- делением рН	<i>Dociostau- rus ma- roccanus</i>	<i>Callipta- mus itali- cus</i>	<i>Locusta migratoria</i>	<i>Pieris rapae</i>	<i>Pieris brassicae</i>	<i>Nygmia phaeo- rrhoea</i>	<i>Euxoa segetum</i>
5 минут	—	6.39	6.64	9.47	9.44	—	9.39
10 "	—	—	6.37	—	—	—	—
30 "	—	—	6.53	9.13	8.85	—	8.98
1 час	6.57	6.48	6.50	9.26	9.20	9.54	9.32
3 часа	6.63	6.75	6.74	9.35	9.59	9.73	9.50
6 часов	6.86	6.96	7.04	9.36	9.62	9.88	9.72
12 "	6.61	6.67	6.79	9.62	9.67	9.73	9.80
24 часа	6.29	6.77	6.75	9.51	9.76	9.24	9.87
36 часов	—	6.27	6.63	—	—	9.29	—
48 "	—	—	6.50	9.31	9.76	—	9.95
60 "	—	—	—	8.83	9.25	—	—
72 часа	—	—	—	—	—	—	9.91
96 часов	—	—	—	—	—	—	9.89
120 "	—	—	—	—	—	—	9.94
144 часа	—	—	—	—	—	—	9.97
168 часов	—	—	—	—	—	—	9.93
192 часа	—	—	—	—	—	—	9.52

лых реакция в кишечнике сильно щелочная, а в гемолимфе слабо кислая.

Буферность кишечного содержимого почти не исследована; если за ее индекс принять количество п/50-нормального раствора соляной кислоты или едкого натра в 1 куб.см, нужное для сдвига на единицу рН для 100 мг вещества, то для насекомых в общем эти индексы приводятся лежащими.

между 0.1 и 0.5, а для их пищевых растений между 0.06 и 0.53 (табл. 5; Staudenmayer и Stellwaag).¹

У личинок *Popillia japonica* содержимое кишечника сильно забуффено против смещения pH в кислую сторону (Swingle). Несколько изучена буферность в передней кишке личинки пчелы (Hoskins и Harrison).

Таблица 5

Насекомые	pH	HCl (в куб. см)	NaOH (в куб. см)
<i>Clysis ambiguella</i>	7.44	0.14	0.25
<i>Polythrosis botrana</i>	7.55	0.11	0.25
<i>Pieris brassicae</i>	7.60	0.19	0.25
<i>Vanessa urticae</i>	8.31	0.10	—
<i>Dixippus morosus</i> , передняя кишка	4.60	0.21	0.14
Он же, средняя кишка	6.17	0.16	0.15

Вероятно буферность кишечника в широкой мере и активно регулируется в самом насекомом (Staudenmayer и Stellwaag).

Переднекишечное пищеварение

§ 23. Функции ротовой полости, глотки и пищевода.— Роль этих полостей, повидимому, исчерпывается значением их как временных резервуаров проходящей сквозь них пищевой массы, где она лишь смачивается секретом выпадающих в эти полости желез. Есть, впрочем, указание, что пища личинок *Corethra*, состоящая преимущественно из рачков *Daphnia*, мелких личинок поденок и других планктонных животных, задерживается и предварительно переваривается именно в полости глотки, причем пищеварительные ферменты, в том числе и протеолитические, доставляются якобы слюнными железами (Weismann, Leydig), а средняя их кишка лишена желез (Weismann); аналогичные явления происходят, по последнему автору, и у личинок мух *Muscidae*, а также у *Lucilia*, но при участии бактерий и дрожжей (Hobson). У сосущих насекомых глотка с ее мышечным аппаратом обуславливает присасывающее действие на содержимое ротовой полости и играет роль насоса (§ 20).

Пищевод, повидимому, не имеет иного значения, кроме значения проводящей трубки; впрочем, его дивертикулы иногда обладают некоторыми вспомогательными функциями. Так, своеобразные парные его придатки у личинок *Lophyrus*, питающихся сосновой хвоей, служат резервуарами поступающей вместе с пищей смолы; содержимое их может при помощи сильной мускулатуры выбрасываться наружу; смола сперва освобождается

¹ В передней кишке в кислую сторону у сытых особей индекс равен 0.21, а у голодных 0.41, в щелочную сторону 0.14 у сытых и 0.19 у голодных; в средней кишке в кислую сторону 0.16 у сытых и 0.48 у голодных; в щелочную сторону 0.15 у сытых и 0.30 у голодных (Staudenmayer и Stellwaag).

из общего состава пищи в средней кишке и передвигается затем в переднюю обратно (Сент-Илер). У комаров в дивертикулах пищевода обыкновенны пузырьки воздуха, заглатываемого с пищей (McGregor). Пищеводное впадение кардиального сфинктера часто считается за «пищеводный клапан», препятствующий отрыгиванию пищевой массы из средней кишки вперед, у пчелы, вероятно, положение действительно таково (Armbruster, Whitcomb и Wilson); но у большинства насекомых этому рефлекторному акту препятствует сам кардиальный сфинктер (Sinéty), который доходит до этого впадения (Wigglesworth), и, кроме того, впадение по строению не может быть клапаном: или его стенки чересчур тверды, или оно расположено так, что содержимое средней кишки не может оказывать давления на его наружную поверхность (Wigglesworth).

§ 24. Пищеварительные функции ротовых или переднекишечных желез. — Об отправлении разнообразных желез, открывающихся у насекомых в полость рта и глотки, и о составе выделяемых ими пищеварительных секретов известно мало достоверного; можно утверждать лишь одно, что и функции и секрет их разнообразны, прежде всего потому, что «слюнными» железами часто называются всякие железы, открывающиеся в полость глотки, к какому бы сегменту морфологически они ни относились. Железы ротовой полости по самому существу пищеварительного процесса в большей степени связаны с захватыванием и предварительной, механической обработкой пищи и с ее транспортом в дальнейшие области кишечника, чем с процессами ее химического расщепления; так, есть указания, что, например, у *Apterygota* все переднекишечные железы имеют, повидимому, совершенно отличное от слюнных желез значение (Mukerji). У имаго чешуекрылых называют «слюнными» две пары желез: мандибулярную и нижнегубную; у их гусениц последняя пара несет функцию прядильных, шелкоотделительных; у двукрылых слюнных желез также две пары; у полужесткокрылых, например у *Nepidae*, — четыре; у большинства жуков — якобы ни одной,¹ зато у растительноядных видов есть одноклеточные железы в передней кишке; у жалоносных перепончатокрылых «слюнных» желез до девяти пар и одна непарная (Bordas); у домашней пчелы насчитывают или три пары (Heselhaus, Комаров), или пять (Schiemenz), или даже семь² (Bordas). При таком морфологическом разнообразии и неустановленности гомологии тех или других желез данные о слюнных железах отличаются большой недостаточностью и неточностью.

Разбор разных «слюнных» желез, в случае их многочисленности, обычно основывается или только на морфологических догадках, или на физиологически необоснованных наблюдениях; так, например, девяти парам «слюнных» желез жалоносных пере-

¹ Однако среди *Tenebrionidae* слюнные железы описаны для 16 видов из 12 исследованных родов (Gupta).

² При резко выраженной во многих случаях многодольности сложных желез, например у полужесткокрылых, особенно у сверчковых (Bugnion и Popoff, Fauré-Fremier), несомненно, что разные лопасти и доли их часто имеют разные функции; подобные факты разностороннего физиологического значения морфологически единой железы подтверждены на примере вшей и комаров.

пончатокрылых издавна приписываются следующие функции: секрет первой, «грудной» пары слабо щелочной; секрет второй, «постцеребральной» пары также явно щелочной, но, может быть, эта пара представляет пахучий орган (Ramdohr), ее секрет смешивается с секретом грудной пары; секрет третьей, «супрацеребральной» пары, обильный и слабо кислый, принимает активное участие в пищеварении; пятая, «мандибулярная» пара выделяет сильно пахучий кислый секрет, энергично действующий на пищу уже в полости рта; впрочем иными (Wolff) эта пара считается также за душистый орган; седьмая, «сублингвальная» пара выделяет свой секрет в предротовую полость, куда поступают растительные и неорганические вещества с языка, и смачивает последние им до продвижения их в глоточную полость; восьмая, «лингвальная» пара выделяет густую клейкую жидкость, смачивающую язык и склеивающую в комок пищевую массу; функции «максиллярной» и «параглоссальной» пар неопределимы из-за крайней мелкости этих желез (Bordas).

Механическое увлажняющее пищу значение ротовых желез несомненно и наблюдается иногда непосредственно. Так, водянисто-жидкая слюна служит прежде всего для смачивания твердой пищи: у таракана при еде ротовые части смочены ею; у бабочек и мух она смачивает облизываемый ими сухой сахар (Stober); у насекомых с колющим хоботком она омывает его части между приемами пищи (Lester и Lloyd); при подобном смачивании явно происходит и частичное растворение пищи.

Что касается их химического, ферментного действия, то в общем на основании опытов над выделениями истинных слюнных желез признано их амилолитическое и инвертирующее действие на углеводы пищи, протекающее, главным образом, в зобу (Plateau, Jousset de Bellesme, Griffiths).

Реакция пищеварительной слюны у *Periplaneta orientalis* нейтральная (Wigglesworth); у *P. americana* щелочная; у *Tettigonia viridissima* также щелочная (Plateau); вообще, повидимому, она не бывает кислой (Jordan), а у грызущих форм она обязательно щелочная (Plateau, Krukenberg, Kuehne, Biedermann). По другим исследованиям, слюна нижнегубных желез *Periplaneta*, а также *Pieris brassicae* щелочная, амилолитическая и содержит роданистые соли и фосфорнокислую известь (Griffiths), но не мальтазу (Swingle); у *Periplaneta* она содержит также и протеолитический фермент (Basch), как и у личинок *Corethra* (Weismann); слюна мандибулярных желез *Gryllus* и *Gryllotalpa* содержит также якобы и слизь (Sirodot); слюна *Periplaneta* содержит сильную амилазу и менее сильную сахаразу (Dirks), которая также указана для бабочек (Stober) и прусака (Wigglesworth); слюна всего слюнного аппарата пчелы, взятого в целом, содержит амилазу, инвертазу и гликогеназу (Evenius, Павловский и Зарин), а секрет ее глоточной железы содержит инвертазу, идущую на обработку нектара (Комаров и Козьмина).¹ Числа pH в слюне, определенные, главным образом для прямокрылых, колеблются от 5.1 до 7.7.

Слюна *Cossidae*, может быть, содержит целлюлазу и растворяет, следовательно, клетчатку; она же, повидимому, вызывает плазмолиз растительных клеток, распространяясь по сосудам растений (Smith, Withycombe); на присутствие целлюлазы, и именно в слюне личинки *Miastor metraloas*, также указывают (Springer). На листьях места укулов некоторых тлей и *Jassidae* обесцвечиваются, хотя клетки паренхимы на них

¹ Своеобразно нахождение сильной инвертазы якобы и в прядильных железах гусениц (Dirks).

остаются нетронутыми; вероятно в слюне этих насекомых заключается фермент, разрушающий хлорофилл. Путь, по которому следуют стилеты хоботка тлей (*Davidson*) и *Aleurodidae* (*Weber*) между клетками или через них, оказывается имеющим стенку и имеет вид канала, образованного, очевидно, из слюнных выделений (§ 26).

Переваривание крахмала через декстрины и мальтозу в сахар у *Periplaneta* начинается уже через 8—9 минут; проба на сахар явственна при 18° через 3 часа (*Jousset de Bellesme*); у *Tettigonia* при 27° через 2 часа, у *Nepa* и *Ranatra* через полчаса (*Plateau*); амилаза найдена также у *Aphrophora* (*Gruner*) и у тлей (*Zweigelt* и *Davidson, Smith*). Вообще амилаза слюнных желез насекомых, повидимому, довольно похожа на амилазу — «птиалин» слюнных желез позвоночных, быстро переваривающую полисахариды до мальтозы.

Итак, вообще можно принять, что переднекишечными железами пищеварительного значения, то есть истинно слюнными и являются: пара желез четвертого головного сегмента, мандибулярная у личинок, и шестого, лабиальная у имаго; причем кроме пищеварительного действия секрет этой последней пары обладает часто и побочными, ядовитыми и раздражающими свойствами.

Своеобразные изменения, наблюдающиеся в крови, насосанной комарами и мухами, заставляют предполагать наличие у этих насекомых в секретах переднекишечных желез некоторых дополнительных ферментов, которые обуславливают изменения кровяной плазмы и ее клеточных элементов перед их перевариванием. Так, слюна мух-цеще *Glossina*, равно как и секреты всех отделов их передней кишки, не содержит пищеварительных ферментов (*Wigglesworth*); но у них, равно как и у комаров, поступившая в кишечник кровь часто не свертывается; поэтому возник вопрос о присутствии в секрете их слюнных желез противосвертывающего фермента антитромбазы или антикоагулина, — и его там нашли у мухи-цеще (*Cornwall* и *Patton, Stuhlmann, Yorke* и *Magfie, Lester* и *Lloyd, Wigglesworth*) и у других кровососов, но не у всех; так, например, он обнаружен у *Anopheles maculipennis*, но не найден у *A. bifurcatus*, *Culex* и *Aedes* (*Yorke* и *Magfie*); он есть у *Philaematomyia*, но его нет у *Musca* и *Stomoxis* (*Cornwall* и *Patton*); он найден у личинки *Gastrophilus* (*Dinulescu*), хотя она, повидимому, и редко заглатывает кровь (*Roy*); но его нет у *Stegomyia fasciata* и *Hippobosca equina* — кровососов постоянных (*Lester* и *Lloyd, Wigglesworth*). Наличие у кровососов антикоагулина считается явлением приспособительным, ибо без него происходит закупорка проводящих пищу путей сгустком насосанной крови; после вырезывания слюнных желез у мухи-цеще укусы их становятся безболезненными, а насосанная ими кровь свертывается и закупоривает их зоб и пищевод (*Lester* и *Lloyd, Wigglesworth*). Рядом с этим ферментом обнаружена в заднем отделе средней кишки противодействующая ему тромбаза, или коагулин, например у *Gastrophilus* (*Weinberg*), *Anopheles* (*Buck*).

Далее, слюне комаров приписывается гемолитическое действие, растворяющее гемоциты насосанной крови; г е м о л и з и н ы названы: в слюне *Culex pipiens* (*Schaudinn, Брук, Gallivalerio*); в экстрактах из тлей, под на-

званием «афидолизина» (Dewitz), действующего на эритроциты крови млекопитающих (Boerner); в «яде» постельного клопа (Klausner); в выделениях личинки *Oestrus*, растворяющих лошадиные эритроциты (Weinberg).

Наконец, экстракты из слюнных желез комаров и мух-цеще вызывают агглютинацию крови человека, при 50° исчезающую; обратно, слюна кровососа *Stegomyia* этого агглютинина не содержит (Yorke и Magfie), и слюна этих насекомых не вызывает гемолиза. С другой стороны, есть наблюдения, что у *Glossina* в переднем отделе средней кишки происходит лишь слипание — «ложная» агглютинация гемоцитов насосанной крови и всасывание воды из ее сыворотки (Wigglesworth, Lester и Lloyd). Наконец, указывается: будто слюна клопа *Troilus* растворяет хитин (Михалк), равно как слюна личинок *Pseudagenia* и других *Pompilidae* растворяет живые ткани и хитиновую кутикулу их жертв — пауков (Ramme); что личинка *Mormoniella* растворяет также хитиновые покровы куколок (Cousin); что слюна некоторых червецов разрушает стенки растительных клеток (Smith); пока все это лишь непосредственные наблюдения.

Разнообразные и иногда противоречивые показания в этой, еще слабо изученной области можно дополнить следующими наблюдениями. Сыворотка крови, заглоченной *Glossina*, якобы просто всасывается, а гемоциты перевариваются протеазами (Stuhlmann); личинка *Auchmeromyia* переваривает кровь без гемолиза (Roubaud); личинки *Gastrophilus*, иногда заглатывающие кровь лошади вместе с содержимым ее желудка, выделяют свертывающий кровь коагулин и растворяющий эритроциты гемолизин (Weinberg). Антикоагулин и агглютинин у *Anopheles* выделяются средней долей слюнной железы; обратно, коагулин содержится в секрете заднего участка средней кишки; агглютинин и антикоагулин разрушаются во влажной среде при 50°, при абсолютном высушивании они выдерживают 99°; боковые доли слюнной железы, вероятно, выделяют секрет, раздражающий кожу при уколе (Buck). Слюна клопа *Plesiocoris* убивает клетки в тканях листьев и плодов яблоки (Smith); слюна цикадок *Empoasca*, *Eupteryx* и *Zygina* разрушает хлорофилл (Smith и Poos, Hallowell, Monteith и Flint). В слюне цикадок *Aceratagallia* и *Eutettix* и тлей *Macrosiphum*, *Aphis*, *Myzus* обнаружено вещество, инактивирующее или понижающее активность вирусов (Black).

§ 25. Аллотрофические функции ротовых желез. — Специальный интерес возбудил вопрос о «питательном» значении слюны или, точнее, секрета тех или иных из переднекишечных желез, называемых «слюнными»; такие железы для питания потомства получили наименование «аллотрофических», а под термином «трофаллаксия» отмечено явление взаимного обмена пищевыми веществами при кормлении взрослыми особями личинок, наблюденное у ос (Buisson, Janet, Roubaud), но не исследованное ближе; под этот термин подойдет и взаимное кормление термитов (Grassi) и муравьев (Wheeler). Так, указывают, что нижнегубные железы муравьев, вероятно, служат при выкармливании ими личинок (Escherich), а также и местом выделения пахучих секретов, служащих для распознавания видового и семейного (Biedermann, Escherich). Но особое внимание привлекло к себе давнее указание, что слюна домашней пчелы служит «молочком» для выкармливания ею личинок или примешивается к их пище; однако связанный с этим указанием вопрос о строении сложного слюнного аппарата пчелы не выяснен точно ни гисто-

логически, ни даже анатомически; еще менее достоверными данными обладает его физиология; здесь остается лишь привести главнейшие из них, оставив попытку извлечь из них стройное целое.

По старым данным рисуется следующая картина (Schiemenz, Cheshire, Bordas). Комплекс желез в голове — «система I» — переваривает пыльцу, причем получается «пептон» и инвертированный сахар (Schoenfeld); эта система развита только у рабочих и, следовательно, может служить для приготовления личиночной пищи, ибо матка и трутень не переваривают пыльцы; секрет этой системы сильно кислый (Schiemenz, Schoenfeld). «Система II» из головных ацинозных желез выделяет маслянистый щелочный секрет для смазки хоботка (Schoenfeld, Schiemenz); железы ее, вместе с железами «системы III» в голове и груди, открывающимися у основания языка, смачивают язык, растворяют сахар (Breithaupt) и примешивают пахучий секрет не только к заглоченному нектару, будущему меду, но и к нектару, остающемуся в цветке, что придает запах меда посещенным пчелами цветам (Wolff). «Система III» инвертирует сахар нектара и выделяет муравьиную кислоту, попадающую в мед и консервирующую его (Planta, Schoenfeld, Erlenmeyer). Железы «системы IV», открывающиеся у основания жвала, выделяют очень пахучий кислый секрет и развиты у всех форм пчелы: они якобы и выделяют «молочко» (Schiemenz); но, по другим авторам, их секрет идет на смачивание воска при обработке последнего жвалами (Arnhardt, Lineburg), и жидкость, выделяемая пчелой при жевании воска или кусании дерева или проволоки, всегда нейтральная или слабо щелочная, в то время как жидкость внутри рта явно кислая; обратно (Heselhaus), секрет этих желез явно кислый, не годен и не идет для размягчения воска; во всяком случае функция этих желез загадочна, и может быть, что это — железы слизистые и пахучие (Wolff).

Из более новых данных можно выбрать следующие сведения. Одни (Комаров, Heselhaus) видят у пчелы только три пары желез по месту впадения их протоков: глоточные, мандибулярные и нижнегубные; последние расположены в виде отделов в груди, в затылочной части головы и в языке. Из этих желез грудные выделяют цементирующий материал для постройки гнезда и содержат запасы воды; затылочные выделяют жироподобное вещество, идущее на строительные цели, и у трутня редуцированы; глоточные у рабочих особей социальных пчел выделяют пищевой материал для кормления личинок, а у одиночных вместе с мандибулярными служат для смачивания пищи и для ее переваривания.¹

Другие (Snodgrass) описывают мандибулярные, глоточные, затылочные и грудные железы, приписывая им те же функции,² за исключением грудных, функция которых признается неизвестной, а секрет щелочным или нейтральным (Schiemenz), или кислым (Heselhaus); прочие «железы» в голове (Snodgrass, Bordas) принимаются при этом за участки жирового тела. Третьи (Imms) насчитывают следующие пары желез: «головные слюнные», соответствующие постцеребральным (Bordas) и «системе II» (Cheshire) и расположенные в затылочной области головы; «грудные слюнные», соответствующие «системе III» (Cheshire) и нижнегубным железам большин-

¹ По вопросу о функции мандибулярной железы у пчелы высказывается такое мнение, что секрет только что развившейся железы служит для размягчения кокона при выходе из него новорожденной пчелы, а у молодой пчелы он служит затем при их работах по уходу за ячеей (Dreher).

² Утверждают, что шмелиная матка выкармливает сама личинок также секретом этих развитых у нее глоточных желез (Heselhaus); но против этого возражают (Sladen), указывая, что эти личинки получают в пищу мед и пыльцу.

ства насекомых вообще; «глазковые» железы у трутней и матки, лежащие в голове тотчас над глазками и соответствующие постоцеллярным железам (Bordas) или долям головных желез (Snodgrass); «боковые глоточные» железы, соответствующие супрацеребральным железам (Bordas) и «системе I» (Cheshire) и вырабатывающие у рабочих «молочко» и «кашку» для корма личинок, матки и трутней; «нижнеглоточные», соответствующие подъязычным (Bordas); «мандибулярные», развитые наилучше у матки и менее всего у трутня; «внутренние мандибулярные» железы (Bordas); обе последние пары с неизвестной функцией.

В русской литературе (Малышев) различаются железы: «нижнегубные», каждая из пяти гроздьев, лежащие главным образом в груди, частью в голове и развитые у всех форм, с протоком у корня языка, с нейтральной реакцией и с секретом для смачивания языка; «мандибулярные», соответствующие «системе IV» (Schiemenz), с сильно кислым секретом, особенно развитые у матки и рабочих; «глоточные» или «верхнеголовные», соответствующие «системе I» (Schiemenz), развитые только у рабочих и выделяющие сильно кислый секрет — молочко (Zander, Schiemenz); из мелких желез приводятся «внутренние мандибулярные», отсутствующие у трутней, «подъязычные» и «заглазные».

Наконец, можно привести еще следующие данные (Kratky): глоточная железа, функционирующая только у рабочей, имеет pH в 4.6—5.0; максимум ее действия наступает на 3-й день жизни, и функция длится до 48 дней; рядом с продукцией «молочка» она выделяет ферменты, служащие для получения меда; ни одна из других желез не продуцирует этих ферментов, равно как ни в одной вообще не обнаружено протеаз; новорожденные пчелы при кормлении сахарной водой только 8—10 дней сохраняют способность при даче пыльцы удерживать нормальную функцию железы; секрет мандибулярной железы всегда одинаково кисел, с pH в 4.6—4.8; у матки эта железа особенно велика, а у трутня не функционирует; сомнительно, чтобы ее секрет участвовал в обработке воска; из нижнегубных желез затылочная у трутня не функционирует, а у рабочей и матки продуцирует нейтральный секрет с содержанием жира; она функционирует, повидимому, в течение всей жизни и вырабатывает вещества, нужные для обработки воска и увлажнения ячеек при их очистке; грудные железы одинаковы у всех форм пчелы и имеют pH в 6.3—7.0; это железы индивидуального питания.

Изо всех этих мало согласованных данных и обильных догадок вытекает, что проще всего, повидимому, считать всю сложную систему переднекишечных желез пчелы, по месту впадения их протоков, за три пары: мандибулярную и глоточную в голове и нижнегубную с двумя отделами — в голове и груди (Комаров, Heselhaus), и признать за ними следующие функции: мандибулярная пара с кислым выделением, при pH в 4.6—4.8, очень активна у матки, менее у рабочей и зачаточна у трутня; функция ее не установлена (Kratky); может быть ее секрет размягчает кокон при выходе имаго (Dreher); глоточная пара также с кислым секретом при pH в 4.5—5.0 дает в первые дни жизни пчелы «молочко» и «царскую» кашку; пчела требует пыльцы, чтобы железы этой пары были вполне активны (Kratky);

позже, когда пчела начинает вылеты за кормом, эта пара выделяет амилазу и инвертазу, особенно активные у пчелы около четырех недель возрастом (Козьмина и Комаров); из этой пары получается амилаза и инвертаза в составе меда (Kratky), и даже мед, получаемый из чистой сахарозы, содержит эти ферменты (Зарин); нижнегубная пара состоит из двух отделов — «заднеголовного» и «грудного»; первый содержит нейтральный секрет и представляет, повидимому, жировую эмульсию, идущую на обработку воска; второй, действующий всю жизнь, выделяет водянистый секрет с pH в 6.3—7.0, не содержащий ферментов и идущий, вероятно, на построение сотов (Heselhaus).

«Молочко», идущее на питание личинок рабочих и трутней, и «кашка» или «царская кашка», идущая на питание личинок маток, представляют более или менее желеобразные жидкости терпкого прогорклого вкуса и кислой реакции: они содержат до 70% воды на 30% сухого вещества, состоящего, в процентах, из 30.62 белков, 15.05 сахаров и 15.22 жиров (Appler); в них не бывает примеси меда или пыльцы. Далее, отсутствие в молочке каких-бы то ни было ферментов и пептонов, а также кислая реакция, в то время как содержимое средней кишки нейтрально, — все это говорит за то, что молочко не есть полупереваренная пища кормилицы, и в пользу гипотезы «слюнного» кормления пчелиной «детки» (Koehler). При помощи серодиагностического анализа будто бы можно получить окончательное доказательство принадлежности белков «молочка» именно к белкам секрета слюнных желез (Langer). В доказательство этой же гипотезы приводят и биологические соображения: выделяющие «молочко» железы развиты только у рабочих-кормилиц и только в период кормления ими молоди; они дегенерируют у старых рабочих (Schiemenz, Girard); функция их длится только три недели и развита у 20—24% пчел, собирающих цветень, и у 100% пчел, собирающих нектар (Soudek);¹ в ячеи рабочих и трутней «молочко» отрыгивается только первые четыре дня их жизни; личинки матки выкармливаются им исключительно.

Но вместе с тем, несмотря на приведенные доводы, мысль о выделении «молочка» какими бы то ни было железами пчелы считается некоторыми вообще неверной, ибо «молочко» представляет, по их мнению, просто полупереваренную и отрыгнутую пищу — *chymus* (Leuckart, Berlepsch, Schoenfeld, Planta, Jordan и другие); в пользу этого последнего взгляда говорит, пожалуй, подавляющее большинство фактов и соображений.

Что касается содержания ферментов в переднекишечных железах пчелы, то в грубых экстрактах из пчелиных голов оказывается много инвертазы, но мало амилазы (Axenfeld); по более точным данным (Козьмина и Кома-

¹ Если совсем молодых пчел кормить медом с примесью казеина, альбумина и пшеничной муки, то эта пища хотя и поедается, но не переваривается, а слюнная железа при этом частью атрофируется; последнего не случается при кормлении цветнем (Soudek). Перевод новорожденных рабочих пчел на чисто углеводное питание вызывает немедленную потерю в весе и в содержании азота; потеря последнего особенно выражена в голове и брюшке, слабее в груди; повышается смертность; после дачи пыльцы все возвращается к норме (Haydek).

ров), глоточные железы новорожденной и молодой пчелы не содержат инвертазы; с возрастом последняя появляется и в максимальном количестве держится от 18-го до 31-го дня жизни, причем максимальное ее выделение не совпадает с максимумом объема железы. Грудная железа, по тем же данным, обладает ничтожной инвертирующей способностью, так что основным поставщиком инвертазы, например в процессе обработки нектара при медообразовании, является железа глоточная; инвертаза в средней кишке выделяется уже с момента выхода пчелы; с возрастом ее активность нарастает слабо. Далее, несомненно, в слюне пчелы есть и протеаза, обнаруживаемая затем в меду (Langer). Наконец интересно, что при обработке воска челюстями пчелы последний обогащается азотом; так, свежие пластинки воска, снятые с брюшка, содержат азота 0.597, а воск пережеванный 0.95% (Planta, Erlennmeyer).

К вопросу о питательном, аллотрофическом значении секрета переднекишечных желез у пчелы примыкают подобные же наблюдения над трофаллаксом — у термитов, кормлением личинок и друг друга отгрыгаемой ими изо рта стоматодеальной пищей, которую принято считать за выделение слюнных желез, открывающихся на нижней губе (Grassi); этот факт указывает, если признать правильность наблюдений, на присутствие в этой «слюне» питательных веществ как азотистых, так и безазотистых; некоторые, именно неотенические особи термитов выкармливаются якобы даже исключительно этой «слюнной» пищей с целью спешного получения из них половозрелых самцов и самок; «слюна» эта молочнобелого цвета и щелочной реакции (Grassi); для физиологического решения вопроса данных нет. Секрет слюнных желез самца *Panorpa*, повидимому, служит также пищевым и привлекающим веществом для самки во время копуляции: самец изготавливает из него цилиндрическое тельце, поедаемое самкой (Mercier, Шиперович).

§ 26. Прочие функции ротовых желез.— Далее, секрет мандибулярных желез у многих одиночных пчел и муравьев содержит клейкие и цементующие вещества, идущие на постройку и ремонт ячеек и гнезд (Biedermann, Meinert, Forel); часто они тотчас по выделении застывают в пленчатую влагонепроницаемую массу, похожую по этому отвердению на массу шелка. Несомненно, что из подобных же, быстро твердеющих выделений образуется у тлей трубчатый, прозрачный, часто весьма извилистый канал-чехол, благодаря которому только и могут проникать глубоко в ткани и двигаться в них крайне нежные и тонкие щетинки хоботка этих насекомых (Biedermann, Buesgen, Сухов); слюна тлей дает белковые реакции и своим быстрым затвердеванием предохраняет растение от потерь сока через укол ротовыми щетинками (Buesgen), а образуемый ею чехол представляет бактериальный фильтр, может быть непроницаемый также и для некоторых вирусов (Сухов). Листоблошки *Psyllidae* при уколах растений образуют в их тканях такие же каналы (Pussard).

Загадочной по значению и крайне своеобразной по составу является «слюна» гусеницы *Cossus cossus*, точнее — выделение ее мандибулярных желез; оно представляется маслянистой пахучей жидкостью с кислой

реакцией и содержит своеобразное соединение $C_{22}H_{35}S$, нерастворимое в воде, растворимое в спирте, эфире и хлороформе, кипящее лишь при 200° и представляющее не сульфат и не сульфид, а вероятно, соединение с серой в ароматическом ядре (Henseval); этой жидкости выделяется до 0.4 г за раз; предполагалось, что она обладает разъедающими древесину свойствами (Lyonet), но вероятнее, что указанное своеобразное вещество представляет средство, дезинфицирующее ходы гусеницы против грибов и бактерий и, в частности, убивающее или ослабляющее грибок *Oospora cinnamomea*, паразитирующий на насекомых (Henseval); по отношению к насекомым оно не ядовито, но, может быть, отпугивает паразитов из *Tachinidae* и *Ichneumonidae* (Henseval); впрочем, возможно (Fuerth), что оно получается уже готовым как продукт обитаемого гусеницей дерева. Секрет мандибулярных желез гусениц *Pericallia martonula* обладает весьма едким вкусом и, может быть, представляет такую защитную от паразитов средство (Bordas). Весьма неожиданны наблюдения (Hare, Saville-Kent), будто какие-то выделения австралийских термитов, может быть из переднекишечных желез, портят стекло винных бутылок; из этих наблюдений должно, повидимому, заключить о присутствии в слюне этих насекомых фтористоводородной кислоты.

Резко щелочной секрет, выделяемый из ротового отверстия бабочками *Dicranura*, *Heterogenea* при размягчении и разламывании ими кокона, также можно приписать слюнным железам (Latter) или вообще переднему отделу кишечника. Жидкость, наполняющая зоб бабочки тутового шелкопряда и размягчающая кокон при ее выходе, объемом до 0.2 куб. см, имеет нейтральную или слабо щелочную реакцию и содержит фермент — с е р и ц и н а з у, растворяющий серицин шелка, также желатин и, слабее, фибрин крови позвоночных (Honda). Наконец, в «слюне» многих насекомых обнаружены сильно действующие раздражающие и ядовитые вещества; обсуждение свойств этих выделений отнесено в главу о секретах.

В слюнном аппарате насекомых обнаружены особые слюнные насосы или «инъекторы», но действие их описывается лишь на основании анатомических картин. Такой насос у пчелы находится в подбородке; отверстие слюнного протока у основания *ligula* ведет в поперечный карман с мягкими стенками, загнутый к основанию нижней губы; проток изгибается назад с заднего конца подбородка и открывается в задний конец кармана; когда мышцы-ретракторы язычка тянут последний назад, то губы слюнного кармана закрываются, а сокращения мышц, прикрепленных к крышке кармана, расширяют эти губы, и карман наполняется слюной (Snodgrass). Слюнным насос описан также у полужесткокрылых (Landois, Mayer, Weber, Gadd), но также только по анатомическим данным; он имеет вид небольшой камеры, внутрь которой открываются слюнные протоки, продолжающиеся впереди до прилегания к желобкам щетинок хоботка; сзади камера снабжена мышцами, с глоткой не имеет непосредственной связи и имеет значение нагнетательного насоса, прогоняющего секреты головных желез к концам ротовых щетинок для инъекции их преимущественно внутрь растительных тканей; у кровососущих форм насос мало развит. Сильно

щелочный секрет слюнных желез растениеядных *Hemiptera* действует на растительные клетки, повидимому, или раздражающим образом, вызывая в тканях приток соков к месту укола (Welde), или убивающим и переваривающим их протоплазму: при сосании многих тлей ткани желтеют, и клетки их отмирают, обнаруживая этим присутствие ядовитых веществ или пищеварительных ферментов в секрете слюнных желез (Buesgen); впрочем, слюна лесных клопов, впрыснутая в ткани растения искусственно, не вызывает якобы в них никакого эффекта (Kuenckel d'Herculais).

Гистологическая картина слюнной секреции у насекомых почти совершенно не изучена; есть данные (Ока) относительно этой картины при покое, голодании и впрыскивании пилокарпина для личинок стрекоз *Orthetrum* и *Sympetrum*; названный алкалоид, специфически усиливающий слюноотделение вообще, усиливает секрецию слюны и у этих насекомых, одновременно ускоряя жевательные движения. Другие данные (Wilke) говорят, что слюнные железы у личинок пилильщиков стоят в самой интимной гистологической связи с жировым телом. У *Tipula paludosa* величина и форма клеток железы изменяется за время секреции; секрет возникает в виде пузырька жидкости на базальном полюсе ядра; митохондрии и гольджиевы тельца изменяются в величине и смещаются, но не имеют непосредственного отношения к секрету; повидимому, как они, так и ядро участвуют в секреции лишь непрямым путем (Gresson).

§ 27. Зобное пищеварение.¹ — Зоб, развитой особенно у грызущих насекомых, функционирует, главным образом, как резервуар для временного задержания и накопления заглоченной пищи, в котором она подвергается некоторому предварительному перевариванию в щелочной среде (Plateau); если реакция его оказывается кислой, то эта кислотность обусловлена составом пищи (Miall и Denny); процесс сводится к амилолитическому и инвертирующему действию выделений слюнных желез (Plateau, Jousset de Bellesme), хотя отсутствие слюнных желез у весьма многих жуков свидетельствует, что диастатический фермент выделяется также и не слюнными железами (Moebusz, Mingazzini). Так, секрет зоба часто, например у *Dytiscus*, представляет просто секрет средней кишки, антиперистальтически отрыгнутый обратно вперед (Jordan, Ramme). У жукелиц *Pterostichus* и *Pseudophonus* и кузнечика *Tettigonia* мясо переваривается в зобу протеазой, выделенной в средней кишке; в зобу *Decticus* и *Stenobothrus* обнаружена сильная триптаза, вероятно того же происхождения (Schlottke). Впрочем, у жуков и прямокрылых зобный секрет является, вероятно, смесью сока средней кишки и секрета одноклеточных желез, лежащих в зобу (Jordan), хотя эти зобные железы, например у *Periplaneta americana*, совершенно отсутствуют (Plateau); равно как и в зобу пчелы секреции нет (Schiemenz), но в нем обнаружены амилаза, инвертаза и гликогеназа (Eve-

¹ Анатомо-гистологически пищевод у гусеницы тутового шелкопряда делится на передний и задний отделы, причем между глоткой и пищеводом «расположен орган вкуса»; отмечаемая в пищевode «вентромедиальная складка» служит для первичной обработки пищи; физиологического подтверждения этим предположениям пока нет (Михин).

pius, Павловский и Зарин); в указанных отрядах зоб снабжен сильными мышцами, производящими перистальтические движения в обоих направлениях. Нет также переваривания пищи в зобу у *Periplaneta australasiae* (Abbot), несмотря на длительную ее в нем задержку. У черного таракана липаза, обнаруженная в зобу, поступает в него антиперистальтически из средней кишки (Swingle), но при pH в нем в 4.8—5.2 она совершенно не активна; эта кислотность вызывается, повидимому, молочной кислотой (Wigglesworth). В зобу и вообще в передней кишке *Calotermes* обнаружены следы амилазы, поступающей, вероятно, из слюнных желез (Montalenti). Если у *Anopheles* насосанная кровь вместо средней кишки попадает в зоб, например, когда кровь свободно вытекает из открытой раны (Долматова) или даже при нормальном сосании (Шленова), то комар погибает от свертывания крови в зобу, протеазы же в зобу нет (Ягужинская). Поэтому роль зоба у *Anopheles* сводится не к перевариванию углеводов и не к резервированию пищи (Missiroli), а представляет приспособление к поглощению воды и вообще гипотонических растворов (Долматова). В сильно развитом зобу бабочек *Sphingidae* нет инвертазы и нет переваривания засосанного нектара, которое происходит лишь в средней кишке (Stober). С другой стороны, внутри самих клеток эпителия передней кишки и зоба у черного таракана обнаружены инвертаза, мальтаза и липаза; но, повидимому, они не участвуют в полостном кишечном пищеварении (Swingle). У гусеницы тутового шелкопряда вообще в передней кишке должны происходить: нейтрализация кислот пищи, стерилизация ее от микробов и предварительная обработка клеток пищи ферментами, заключенными в них самих (Поярков). У личинок *Corethra* переваривание добычи происходит в зобу, в который поступают пищеварительные соки из средней кишки, куда жидкое содержимое зоба многократно перегоняется и поступает из нее обратно; непереваренные остатки выводятся через рот путем выворачивания наружу глотки (Мончадский).

Таким образом, на основании хотя бы приведенных отрывочных данных, нет причины отрицать пищеварения в зобу по крайней мере у некоторых насекомых: у прямокрылых заглоченная слюна и поданные антиперистальтически сзади среднелишечные ферменты делают зоб, может быть, даже главным местом пищеварения (Plateau, Wigglesworth); это явно также для жуков и других жуков (Plateau, Schlottke), может быть муравьиных львов и им подобных (Wigglesworth). Высказывается догадка, что у личинок *Lucilia* и *Calliphora* протеазы, сохраняющиеся в их жидких экскрементах, заглатываются с ними снова и производят свое действие в их зобу (Wollmann, Hobson).

Функцию зоба как резервуара для временного хранения жидкости подтверждают следующие наблюдения. У мух при выходе из куколки зоб пуст и представляет спавшийся мешок, каким он и остается, если насекомое затем принимает пищи немного: она переходит прямо в среднюю кишку; но если насекомое с жадностью поглотит пищи много, то зоб оказывается раздутым ею, и тогда у таких наевшихся мух наблюдается нечто вроде отрывания жвачки: сокращениями зоба из него обратно в ротовую полость

выдавливаются капли собранной в нем пищи и вторично проглатываются уже в среднюю кишку, что повторяется до полного опорожнения зоба; также постепенно расходуется в течение дня и заглоченная утром вода (Loew). Такие передвижения пищевых масс в зоб и обратно и попадание их то в зоб, то в среднюю кишку обусловлены наличием сфинктеров кишечника до и после места отхождения от него стебельчатого зоба: при замыкании переднего из них пища подается из зоба в среднюю кишку, при замыкании заднего — из пищевода в зоб (Graber). Временное отделение от средней кишки медоносного зоба у домашней пчелы совершается при помощи четырехстворчатого клапана (Schiemenz).

§ 28. Консервирующее пищу действие передней кишки. — Значение зоба как резервуара для временного «хранения» в нем пищи перед ее пищеварением особенно ясно в тех случаях, когда эти запасы пищи рассчитаны на более или менее долгое ее неиспользование; в этих случаях в кишечнике, очевидно, развиваются процессы консервирования пищи, как бы обратные ее перевариванию. Так, зоб явно играет большую роль при обычных явлениях взаимного кормления отрываемой пищей — трофаллаксиста у муравьев (Wheeler), термитов (Grassi) и ос при воспитании ими личинок (Buisson, Janet, Roubaud), имея значение ее резервуара для недолгого сохранения запасов «социальной пищи»;¹ в таком «социальном желудке» у муравьев подкрашенный сахар сохраняется днями (Forel); средняя же кишка является в таких случаях желудком «индивидуальным».

Громадный зоб у «медоносных» муравьев *Myrmecocystus*, *Melophorus*, *Plagiolepis*, *Camponotus* представляет собою резервуар уже для длительного хранения запасов «муравьиного меда», и сами особи — носительницы такого зоба — превращены в «бочки» для хранения этого продукта питания, в которые он собирается рабочими и из которых черпается общиной по мере надобности (McCook).²

Мысль об участии зоба именно в консервирующем химическом воздействии на пищу иллюстрируется и подтверждается, главным образом, наблюдениями над медоносными пчелами, у которых зоб — «медовый мешок» — есть место образования меда из цветочного нектара. Мед представляет собою продукт столько же организма пчелы, сколько и растения и является переработанным в организме пчелы нектаром; это превращение нектара в мед изучено недостаточно.

Мед содержит: воду, сахарозу, глюкозу, декстрины, золу, красящие вещества, эфирные масла, белковые и дубильные вещества, воск, камеди; из ферментов — амилазу, липазу, инвертазу, каталазу, редуктазу; из кислот — муравьиную, виннокаменную, яблочную, молочную, щавелевую,

¹ Может быть и при кормлении пчелиной «детки» также происходит обменный трофаллаксист (Nelson, Sturtevant, Lineburg).

² В Крыму и в Закавказье роль медоносного муравья играет *Proformica nasuta*, собирающая свой «мед», вероятно, из медвяной росы тлей. Крупные самки *Camponotus lateralis* также превращаются иногда в медовые бочки; одной такой бочки достаточно для прокорма 20 рабочих в течение двух с половиной месяцев (Meyer).

лимонную, фосфорную.¹ По среднему составу главнейших частей мед западноевропейского и североамериканского происхождения содержит, в процентах: воды 20.60, декстрозы 34.48, левулезы 38.65, сахарозы 1.68, солей 0.25; при колебаниях: воды от 10 до 33, сахарозы от 0 до 13, декстрозы от 23 до 43, левулезы от 30 до 49 и солей от 0.02 до 0.68 (Каблуков, Koenig, Schoenfeld); мед русского происхождения при удельном весе в 1.119 содержит в среднем, в процентах: воды 16.39, сухого остатка 83.31, в нем глюкозы 74.91, сахарозы 1.9, декстринов 5.18, солей 0.18, кислот 0.108, азотистых веществ 0.437; при колебаниях: воды от 14.8 до 21.79, глюкозы от 65.64 до 79.20, сахарозы от 0 до 5.49, декстринов от 1.05 до 13.14 и золы от 0.03 до 1.04, азотистых веществ от 0.1 до 0.56 и кислот от 0.029 до 0.193 (Зарин); в составе солей постоянно присутствуют железо и марганец. Далее в меду указано присутствие декстрина камедей и ксилана (Abderhalden). Наконец, мед может быть право- и левовращающим, что зависит от преобладания декстрозы или левулезы и от содержания декстринов (Browne, Wiley и Thompson).

С другой стороны, нектар в среднем содержит, в процентах: воды, 75.42, инвертированных сахаров 12.29, сахарозы 12.02, затем камеди, фосфаты (Planta); отмечены в нем также фруктоза, малое количество декстринов и дубильных веществ и следы щавелевой, яблочной и винной кислот и белков от пыльцы (Kuestenmacher). Нектар с *Lonicera periclymenum* состоит, в процентах, из: воды 76, сахарозы 12, глюкозы 9, декстринов, камеди и солей 3; нектар с *Lavandula vera* содержит, в процентах: воды 80, сахарозы 8, глюкозы 7.5, декстринов, камеди и солей 4.5; нектар с *Fritillaria imperialis*: воды 93.76, сахарозы и глюкозы от 0 до 1, инвертированного сахара вообще 5.7, декстринов, камедей и солей 2.5; из них золы 0.06, кислот 0.0138, азота 0.0481 (Raumer); общее содержание сахаров, в процентах, в нектаре малины 17—74, черной смородины 25, тыквы 20—37, кабачков 23—33, горчицы 53, красного клевера 33—61 (Чачков, Молоденский). Затем, к качеству крайностей, в процентах: нектар *Protea mellifera* содержит воды 82.34, глюкозы 17.06, золы 1.43 (Planta); нектар *Bignonia* содержит воды 84.7, сахарозы 0.437, глюкозы 14.84, золы 0.45 (Planta); нектар *Noya carnosa* содержит воды 59.23, сахарозы 35.65, глюкозы 4.99, зола 0.015 (Planta); нектар *Poinsettia pulcherrima* содержит воды 30.98, сахарозы 11.23, глюкозы 57.59 (Stone);² в общем же иногда до 69.02% кристаллических сахаров; средняя концентрация сахаров в нектаре липы в Германии равна 33.6% при количестве нектара в 26.2 мг на 10 цветов в сутки (Beutler и Wahl). Кислоты меда, кроме муравьиной, собираются, вероятно, отчасти также с нектаром.

Итак, отличия меда от нектара следующие:³ содержание в нем воды

¹ Есть указания также на кислоты масляную, валериановую, капроновую, каприловую и янтарную (Root).

² Таким образом, предположение, будто сахар в нектаре находится всегда в виде главным образом сахарозы (Bertrand), ошибочно (Zander).

³ По наблюдениям пчеловодов, мед образуется не сразу: нектар дает сперва «напрыск» в виде начальной фазы меда, а «дозревает» он уже в ячейке и становится «медом»

сильно уменьшено, тростниковый сахар почти нацело превращен в инвертированный, танины почти нацело удалены, неорганические составные части или остались в нем, или всосаны пчелой и выделены, красящие вещества исчезли; затем, в составе меда появляются следующие вещества, отсутствующие в нектаре: инвертаза, происходящая из пыльцы, амилаза — из слюны пчелы, другие ферменты, вероятно бактериального происхождения, свободные жирные кислоты из организма пчелы и среди них свободная муравьиная кислота, затем своеобразные ароматические вещества, обуславливающие специфические запах и вкус меда, жиры, фосфаты и известковые соли (Kuestenmacher). Наконец, в меду обнаружены витамины: витамин А — очень немного (Appler), В — несомненное присутствие (Hawk и Appler); впрочем другие отрицают присутствие витаминов в меду (Phillips).

Изо всего этого несомненно, что при образовании меда и его созревании происходит ряд сложных химических процессов: например вместе с инверсией сахарозы образуется некоторое количество декстриноподобных веществ, вырабатываемых уже в организме пчелы в добавлении к декстринам нектара (Зарин); получается затем ряд кислот; инвертаза считается принадлежащей пчеле, а каталаза принимается за растительный продукт (Langer, Зарин). Инверсия сахарозы, обеднение водою и обогащение декстринами при получении меда из тростникового сахара доказаны методом проведения сахарного сиропа и получающегося из него меда через передний отдел кишечника пчелы, именно путем многократного скармливания сиропа, а затем и полученного из него меда (Зарин). Несомненно, что при превращении нектара в мед участвуют секреты столь развитого слюнного аппарата перепончатокрылых. По некоторым данным (Cheshire), нектар уже при заглатывании и до поступления в зоб превращается в мед, а тростниковый сахар инвертируется в зобу именно секретом слюнных желез (Petersen).

Зоб пчелы при кормлении ее пищей с примесью лакмуса дает неизменно кислую реакцию, зависящую, вероятно, от заглоченного слюнного секрета, в то время как реакция средней кишки всегда щелочная. Обеднение меда, сравнительно с нектаром, водою происходит отчасти, как уже сказано, через всасывание ее в зобу, отчасти через испарение ее в сотах. Консервируется мед действием муравьиной кислоты, выделяемой слюнными железами, или что менее вероятно, ядоносным аппаратом.¹ Содержание муравьиной кислоты в кишечнике пчелы определено в 0.3—0.46% от всего кишечного содержимого (Elser, Flury). Очевидно, что вследствие этого и сам мед обладает дезинфицирующими и консервирующими свойствами: микробы на нем разводятся плохо, а в древние времена в нем консервировались трупы.

только после ее запечатания. Зрелый «запечатанный» мед заключает: воды 18—20, нектара 60—90%; сгущение меда идет не в сотах: кормление пчел медом или сахаром, подкрашенным эозином или тиосульфатом натрия, доказывает, что всасывание воды нектара происходит, вероятно, в зобу, откуда через гемолимфу, мальпигиевы сосуды и заднюю кишку вода выбрасывается наружу (Bruennich).

¹ Впрочем по другим данным (Reidenbach), муравьиная кислота меда образуется в нем самом через окисление его сахаров; но есть и возражения против этого толкования (Kreis).

«Падевый» мед, собранный из пади, то есть из экскрементов тлей и других Homoptera (§ 66), отличается прежде всего большим содержанием декстринов; так, падевый мед, собранный на Гавайских островах с пади, выделенной цикадкой *Perkinsiella*, содержит, в процентах: воды от 13.56 до 16.05, инвертированных сахаров от 55.87 до 65.89, сахарозы от 2.76 до 5.27, декстринов от 10.01 до 12.95, золы от 0.78 до 1.29 и свободных кислот от 0.08 до 0.15; в то время мед, собранный там же с донника, белого клевера и люцерны, содержит, в процентах: воды от 16.56 до 17.64, инвертированных сахаров от 74.92 до 76.90, сахарозы от 1.77 до 4.42, декстринов от 0.34 до 0.82, золы от 0.07 до 0.12 и свободных кислот от 0.06 до 0.12 (Phillips).

Наконец, следует привести несколько данных о меде южно-американских «нежалящих» пчел из родов *Trigona* и *Melipona*. Мед *Melipona nigra* приятен на вкус, ароматичен, кисловат, удельного веса 1.3788; он содержит, в процентах: декстрозы 69.97, левулезы 4.373, декстринов 0.145, воды 24.81, золы 0.72 (Ihering). Виды *Trigona* дают мед непри.тного вкуса, потому что они не брезгают и животными веществами, часто даже гниющими; мед *Trigona ruficrus*, удельного веса 1.3046, содержит, в процентах: декстрозы 12.069, левулезы 13.824, слизиобразных экстрактивных веществ 18.064, азотистых 0.807, гуминообразных 1.075, муравьиной кислоты 0.323, винной 1.152, воды 49.6, золы 0.86 (Ihering).

§ 29. Функции мышечного желудка. — Строение этого отдела кишечника — proventriculus — очень разнообразно (Brunetti): иногда это простой, мало заметный сфинктер, часто — мощный аппарат, с сильными мышечными стенками и грубой хитиновой внутренней выстилкой, обычно снабженной сложными и крепкими выростами в виде острых игол и зубцов; в последнем случае proventriculus издавна считается за вспомогательный дробительный или жевательный аппарат; однако в последнее время все же преобладает взгляд, что он представляет собою преимущественно лишь сильный и усложненный входной в среднюю кишку клапан (Plateau, Krukenberg).¹ Действительно, у многих насекомых с весьма грубой пищей proventriculus не развит; у форм же с пищей жидкой, наоборот, развит; к тому же часто у форм с развитым мышечным желудком нельзя подметить разницы в измельчении пищи в средней кишке и в зобу. Указывают, что у жуков вообще мышечный желудок, несмотря на его сильное вооружение, не производит измельчения пищи; его главная функция — это проталкивание пищевой кашицы, а вспомогательные — функция клапана, мялки и сита, но не фильтра (Thiel). В общем среди жуков у плотоядных и трупоядных форм proventriculus более развит; наоборот, не развит он или слабо развит у копрофагов, растительноядных форм и форм, питающихся растительным детритом (Gorka); однако в некоторых случаях и среди этого отряда — это несом-

¹ Часто передняя кишка просто впячена в среднюю, и это впячение окружено кардиальной частью средней кишки и также именуется «proventriculus» или «пищевым клапаном», но едва ли оно играет эту роль: кроме нее, есть сильный сфинктер в виде самого proventriculus (Wigglesworth).

ненный дробитель и перетиратель пищи (*du Porte*); так, у личинок усача *Xystrocera globosa proventriculus* нет, и пища в средней кишке состоит из крупных частиц, в то время как у усача же *Macrotoma palmata*, с хорошо вооруженным *proventriculus*, содержимое средней кишки превращено в мелкую массу (*Mansour* и *Mansour-Beck*). У черного таракана *proventriculus* описывается состоящим из переднего и заднего отделов: передний снабжен шестью сильными хитиновыми зубцами, задний — двумя рядами волосистых бородавок; при линьке кутикула зоба и мышечного желудка не выбрасывается через рот, а именно перетирается в *proventriculus* и извергается через заднепроходное отверстие в измельченном виде; передний отдел представляет собой истинный жевательный аппарат, и перетертая в нем пища возвращается не надолго обратно в зоб, а затем уже проглатывается в среднюю кишку; задний отдел равняется затвору, поэтому пищевая масса у таракана в средней кишке раздроблена всегда мельче, чем до нее (*Eidmann*). Некоторое размельчение пищи в *proventriculus* указывается также для личинок веснянок (*Gran*). У блох *proventriculus* снабжен внутри длинными иглами, направленными назад; во время пищеварения он производит ритмические сокращения по направлению к средней кишке, а эта последняя производит антиперистальтические сокращения; таким путем перемалываются эритроциты заглоченной крови (*Faasch*, *Wigglesworth*). У прямокрылых хитиновое вооружение на внутренней выстилке мышечного желудка так сложно и обильно, что перетирающая роль всех этих выростов и зубьев почти очевидна (*Wilde*, *Dufour*, *Graber*, *Snodgrass*); восковые палочки, введенные в мышечный желудок кузнечика *Stenopelmatus*, получают отпечатки его зубцов; обратно, у пчелы, несмотря на развитие мышечного желудка и его вооружения, он не разрушает даже зерен пыльцы (*Trappmann*).

Мышечный желудок развит, главным образом, у насекомых с выраженным зобом и развитыми слюнными железами и, несомненно, задерживает переход пищи из зоба в среднюю кишку, благодаря чему в зобу пища лучше пропитывается и выделениями слюнных желез и поступающими сзади секретами средней кишки, ибо есть все данные предполагать, что через этот периодически, в известный момент пищеварения расслабляющийся клапан мышечного желудка пропускаются также и сзади наперед, из средней кишки в зоб, пищеварительные соки, которые и обуславливают в зобу переваривание пищевых веществ (*Plateau*); и весьма вероятно, что такой процесс «отрыгания» распространен очень широко; так, многие насекомые выделяют при экстринтестинальном пищеварении (§ 48) изо рта жидкость с сильными протеолитическими свойствами: таковы личинки *Dytiscus* (*Negel*, *Portier*), *Scymnus* (*Lemoine*); и раз возможно выделение ферментов средней кишки наружу, то, конечно, допустимо предположение и о задержке также в зобу. Весьма возможно, что при помощи именно этого процесса вырабатывается в зобу пчелы пищевая для личинок масса (*Schoenfeld*), которая, как уже сказано, обыкновенно считается за продукт выделения глоточных желез (*Schiemenz*; § 25); конечно, может быть, оба процесса участвуют в ее образовании и одновременно (*Snodgrass*).

Впрочем, некоторые (Petersen, Zander, Snodgrass) считают, что процесс отрыгивания из средней кишки через *proventriculus* в зоб у пчелы вообще невозможен вследствие механических соотношений между этими отделами кишечника: именно, четырехстворчатый клапан *proventriculus* продолжается в виде нежной трубки в среднюю кишку довольно глубоко и должен при антиперистальтической отрыжке сжиматься, совершенно якобы не пропуская содержимого из средней кишки в зоб; поэтому и утверждают, что теория кормления личинок полупереваренной и отрыгнутой пищей должна быть оставлена; тем не менее указывается (Schoenfeld), что осторожным давлением вовсе не трудно перевести пищу через этот затвор и снизу вверх; этому утверждению, противоречит также факт отфильтровывания пыльцы от меда.

Proventriculus у пчелы снабжен аппаратом для этой фильтрации в виде четырехстворчатого «медового затвора» со щетинками, направленными назад (Cheshire); этот затвор представляет как бы второй рот насекомого — «желудочный рот» пчеловодов, и на вскрытой пчеле видно, как он совершает судорожные глотательные движения; он служит, главным образом, ртом питания данной особи (Schoenfeld): им захватывается мед из зоба; заглоченная пыльца обычно не попадает в зоб: «рот» мышечного желудка поднимается непосредственно к устью пищевода, и пыльца поступает из последнего непосредственно в среднюю кишку; в средней кишке она или переваривается для индивидуального питания пчелы, или полупереваривается и отрыгается обратно для кормления молоди; для отфильтровывания пыльцы мед проглатывается «желудочным ртом», переходит в среднюю кишку и затем процеживается обратно в зоб сквозь усаженный густыми щетинками его просвет (Cheshire); Впрочем другим (Snodgrass) эта фильтрация кажется сомнительной; подобный же клапан описан у муравьев (Escherich).

После всего изложенного вполне возможно, что кроме значения сфинктера и фильтра *proventriculus*, как это принималось и ранее, также и размельчает пищевые массы, поступающие в него из зоба (Milne Edwards, Beauregard, Brunetti). Вообще вероятно, что в разных случаях роль его неодинакова: она может быть в разных степенях и фильтрующей, как, например, кроме уже приведенных, у *Dytiscus* (Ramme), и глотательной, как, например, у короедов (Sedlaczek), и перетирающей пищу — у таракана (Eidmann), рядом с главным его назначением входного в среднюю кишку клапана и ее переднего сфинктера (Biedermann, Wigglesworth и другие); наконец, приписывают ему, например у ос, и насасывающее пищу действие, координированное с глоткой (Green, Hewitt). В заключение к этим функциям надо прибавить еще вероятность функции *proventriculus* как простого разминающего и размешивающего пищу аппарата для лучшей обработки его ферментами, поступающими в него и спереди, из слюнных желез, и сзади, из средней кишки; такое размешивание представляет собою механическую помощь действию ферментов (Ramme, Jordan).¹ Рядом с этими выводами

¹ У *Gryllotalpa* задний отдел *proventriculus*, вдающийся в виде створчатого воронковидного органа в среднюю кишку, иногда вплоть до задней, разделяет переваренные массы от непереваренных частиц и переправляет последние непосредственно в грубо хитинизованную заднюю кишку (Jordan); это анатомическое указание физиологически совершенно непонятно.

стоит, повидимому, совершенно установленный факт, что мышечный желудок не оказывает химического воздействия на пищу и лишен пищеварительных желез.¹ Указание (Караваяев), по которому передний отдел кишечника личинки муравья *Lasius flavus* вступает на некотором протяжении в тесное единение со спинным сосудом и даже проходит сквозь полость последнего и связывается с ним рыхлой тканью, физиологически также непонятно.

Среднекишечное пищеварение

§ 30. Вводные положения. — Полость средней кишки, обыкновенно называемой «желудком», с придатками к ней в виде слепых мешчатых дивертикулов с той же, что и в ней, железистой внутренней выстилкой, является местом выделения соков, аналогичных панкреатическому соку позвоночных. Среднекишечное пищеварение у насекомых является центром пищеварительного процесса; это заключение достаточно обосновано; пища, кроме того, в средней кишке подвергается энергичному перемешиванию помощью сокращений сильных мышечных стенок кишки. Относительно слепых придатков средней кишки необходимо заметить, что они по строению несколько отличаются от последней (Graber, Plateau, Minot) и несут в глубине своих продольных складок фолликулярные железы; придатки эти издавна (Burmeister) приравнивались поджелудочной железе позвоночных (Hoppe-Seyler, Krukenberg, Plateau); в свое время (Porta) склонны были рассматривать эти придатки также за место желчеподобных выделений, считая их, таким образом, за орган вроде печени, но это не оправдалось в дальнейшем.

Эпителий средней кишки всегда однослойный и не покрыт хитиновой кутикулой, во многих местах он отделен от полости тела и гемолимфы в ней только основной перепонкой и очень нежным слоем соединительной ткани. Исчерченный край его клеток — *рабдорий* — может и отсутствовать, вероятно, встречаются два его типа (Newell и Baxter) в одном этот край состоит из стерженьков, тесно связанных между собой и образующих плотную структуру в виде «сотообразного» края; в другом он состоит из нескрепленных между собой волосовидных нитей, хотя и неподвижных, но могущих двигаться пассивно, это «щеткообразный» край; первый тип весьма обычен, второй ясен у гусениц и лжегусениц у *Cimbex* нити достигают 45 микронов и длиннее самих несущих их клеток (Frenzel); на кардиальном конце средней кишки у *Phlebotomus* раздельность и самостоятельность этих нитей обнаруживается тем, что среди них размножаются кишечные жгутиконосцы (Adler и Theodor), а у *Ptychoptera* они часто наклонены под углом одна к другой (Gehuchten).²

¹ Впрочем, есть указания (Ramme, Portier), будто пища в *proventriculus* все-таки также и переваривается

² В составе свободного края клеток у азиатской саранчи и личинок *Chironomus plumosus* описываются «палочки» как утолщенные неподвижные части «ресничек», базальные зерна у их основания, дистальные зерна, край из «ресничек», ограничивающая их на свободной поверхности клетки перепонка и межклетные утолщения, причем указываются клетки и с подвижными ресничками (Newell и Baxter) Активный мерцательный эпителий вообще отсутствует у всех *Arthropoda* и из ближайших к насекомым групп развит только у *Protracheata*, его смешивают с палочковидным слоем, но последний надо рассматривать как защитный для клетки аппарат, а отнюдь не как остаток бывшего ресничного механизма (Zilch)

Строение эпителия средней кишки также часто весьма неодинаково на всем ее протяжении, и средняя кишка ясно делится на отделы по величине клеток, их окрашиванию и развитию палочкового слоя. В большинстве случаев эти чисто гистологические подразделения наверное указывают и на функциональные различия в разных отделах средней кишки. Так, у личинки *Nematus* кардинальная область выделяет перитрофическую оболочку (§ 46), за ней идет область секреции и всасывания, со слепыми выростами; остальной отдел в виде длинной и прямой трубки состоит опять из двух участков; передний из них, с клетками светлыми и без включений, рассматривается как всасывающий, а задний состоит из клеток мутных и наполненных гранулами (Holtz). У личинок *Lucilia* в средней кишке различимы три участка, из них передний и задний, сходные гистологически, с вакуолами в клетках, вырабатывают ферменты, а средний, короткий и с сильно кислой реакцией, ферментов не выделяет; пища, вводимая в виде жидкости, дойдя до заднего участка, превращается в кашу, где растворяется в щелочной жидкости и всасывается (Hobson). У имаго *Glossina* деление еще резче: в переднем участке, с мелкими и бледно красящимися клетками, насосанная кровь сгущается от всасывания из нее воды, и пищеварительных процессов нет; в среднем участке, с крупными и сильно красящимися клетками, выделяются ферменты, и кровь чернеет при соприкосновении с этим эпителием; задний участок, вероятно, опять является всасывающим (Wigglesworth); несколько менее выражены подразделения у других мух, например у *Calliphora*. У клопов *Belostoma*, *Ranatra* (Locy) и *Nolonecta* (Богоявленский), равно как и у других полужесткокрылых, средняя кишка состоит из расширенного «желудка» и отделенной от него сфинктером длинной «кишки»; первый часто рассматривается как главное место секреции (Богоявленский, Cragg); но у кровососущих клопов — это, по функции, просто зоб, в котором кровь может сохраняться по несколько недель, причем избыток ее воды всасывается, но она не чернеет, пока не будет переведена в длинную и извитую «кишку» (Wigglesworth).

Дивертикулы и передняя часть средней кишки у черного таракана работают преимущественно как секреторный аппарат; задняя ее часть — главным образом — как всасывающий; некоторые ее клетки вначале действуют как всасывающие; митохондрии в обоих сортах клеток одинаковы (Gresson). У гусениц передний отдел описывается как всасывающий, средний как секреторный (Gehuchten, Vignon); у гусеницы *Pyrausta nubilalis* особенно энергична секреция в переднем и заднем отделах (Buchmann). У личинки *Ptychoptera* кишка начинается с секреторного отдела, затем идет отдел всасывающий, а за ним снова секреторный (Gehuchten). У саранчи всасывание приписывается дивертикулам, секреция — центральной части средней кишки (Парфентьев и Ненюков); у *Culex* выделительные клетки занимают первую треть средней кишки и ее дивертикулы; всасывающие расположены в остальных двух третях и в кишке толстой, причем описываются два сорта этих последних: один в начальной части средней кишки, другой в средней ее части (Boissezon, Samtleben). У личинок *Anopheles* описывается эпителий в передней части из крупных клеток, в средней — из мелких, причем деятельность и замена всех мелких клеток совершается одновременно, и между ними ясно различимы два сорта (Federici).

У личинок *Rhyphus* и *Mycetobia* описываются по строению и величине клеток пять участков, причем клетки с исчерченной каймой служат только для всасывания; участки первый и второй лежат в области впячивания передней кишки в среднюю, остальные — ниже их; на участках первом и втором происходит только секреция; участки третий и пятый выделяют и всасывают попеременно; участок четвертый всасывает исключительно (Mueller).

Среднекишечное пищеварение у насекомых весьма сложно; эта сложность вызывается многообразием обнаруженных в полости средней кишки ферментов. Сок ее, так называемый «желудочный» или «желудочно-кишечный», действительно обнаруживает свойства, близкие к панкреатическому соку

позвоночных; его действие распространяется сразу на все главные компоненты пищи: и на белковые тела, и на углеводы, и на жиры.¹

§ 31. Переваривание белковых веществ. — Переваривание белковых веществ молекулярного веса в 15 000 и выше сводится к их гидролитическому расщеплению и идет через ряд первичных и вторичных альбумоз, молекулярного веса в 3200—2500, и пептонов, веса в 250—400, до полипептидов и аминокислот. Протеолитические ферменты или протеазы распадаются на **протеиназы**, расщепляющие цельные и высокомолекулярные белки до первых фаз их гидролиза — пептонов и альбумоз, и на **пептидазы** или **эрептазы**, расщепляющие эти первые фазы гидролиза дальше; в группу протеиназ входят: **пепсиназы**, **трипсиназы** или **триптазы** и **папаиназы**, последнее у растений; пептидазы заключают в себе **ди- и полипептидазы**. Последние или отщепляют аминокислоту, стоящую на аминном конце полипептида, где находится свободная аминная группа — это **аминополипептидазы**, или имеют точкой приложения свободную карбоксильную группу — это **карбоксиполипептидазы**. Пепсиназы характеризуются оптимумом pH в 1.5—2 и в активаторах не нуждаются; триптазы разделяются на **неактивные**, расщепляющие пептоны при pH в 8.2—8.7 и **активные**, расщепляющие и цельные белки и пептоны при той же величине pH; эрептазы расщепляют ди- и полипептиды при pH в 8.0; папаиназа распадается также на неактивную и активированную формы. **Катепсиназа**, уже из тканей и органов животных, также представлена неактивной формой, расщепляющей только пептон при pH в 4.0, активируемой при помощи соляной кислоты и расщепляющей полные белки и пептоны при той же величине pH (§ 21).

Точнее все протеазы можно определить как ферменты, относящиеся собственно к **амидазам**, то есть расщепляющие амидные связи между группами CO и NH; при этом они принадлежат к тем амидазам, которые расщепляют соединения, состоящие по меньшей мере из двух аминокислот. Триптазы действуют и на цельные белки и на альбумозы и нуждаются в активаторе — **энтерокиназе**, веществе неизвестной природы; триптазы, собственно, можно считать состоящими из трех ферментов: **триптической протеиназы**, действующей на цельные белки и дающей из них пептоны, альбумозы и полипептиды, указанной **карбоксиполипептидазы** и **протаминазы**, действующей на простейшие белковые тела — **протамины**, содержащие свыше половины диаминокислот, с отщеплением от них аргинина. Эрептазы состоят из двух компонентов: **аминополипептидазы**, действующей на полипептиды, с образованием дипептидов и аминокислот, и из **дипептидазы**.²

¹ В состав зольных элементов кишечного сока тутового шелкопряда входят, в процентах: KO 46, NaO 34.52, CaO 1.42, HgO 1.45, Mn_2O_4 1.29, Fe_2O_3 0.07, Al_2O_3 2.68, P_2O_5 4.61, SO_3 1.92 (Nazari).

² Мнение, что у беспозвоночных существуют лишь триптазы, не верно и вызвано применением только цветных индикаторов реакции; определение же pH часто дает кис-

Далее, протеазы, наряду с другими гидролитическими ферментами, очевидно не только расщепляют белковые тела, но и, обратно, синтезируют их (§ 21); при этом в процессе синтеза индивидуальных белков могут происходить превращения пептидных цепей, проявляющихся также и при гидролизе белков: в смеси продуктов гидролиза можно найти также соединения аминокислот, не бывших в исходном белке; протеазы ведут, с одной стороны, гидролиз и распад веществ с пептидными связями, а с другой, — все реакции синтеза как пептидов, так и белковых веществ (§§ 58, 59, 83—85).

Протеазы, без дальнейшего их определения, приводятся для тараканов *Periplaneta* (Abderhalden и Heise, Dirks, Plateau, Sandias), *Tenebrio* (Biedermann, Abderhalden и Heise), разных гусениц (Abderhalden и Heise, Dirks), в их числе тутового шелкопряда (Acqua, Inouye, Nazari), пчелы (Petersen, Зарин), *Dytiscus*, *Hydrophilus*, *Geotrupes*, *Melolontha*, *Polyphylla* (Bounoure), *Carabus* (Jordan, Lengerken, Plateau), *Gnaptor*, *Necrophorus* (Gorka), личинок *Gastrophilus* (Kemnitz), *Limnophilus* (Rocques), гусениц *Galleria* (Зибер и Метальников), личинок: *Lampyrus* (Vogel), *Lucilia* и *Calliphora* (Wollmann), стрекоз (Abderhalden и Heise). Триптаза указывается для тараканов *Periplaneta* (Abbot, Swingle, Wigglesworth), *Dytiscus* (Blunck, Korschelt, Nagel, Portier), пчелы (Brown, Evenius, Павловский и Зарин), *Tenebrio* (Frenzel), тутового шелкопряда (Acqua, Hotano, Nazari, Kawase, Suda и Saito, Sawamura), мухи-цеце (Stuhlmann), личинок *Calliphora* (Weinland), пруса и саранчи (Ненюков и Тареева). Пепсиназа указана для пчелы (Павловский и Зарин, Зарин, Brown). Протеаза, работающая только в кислой среде, указана для термита *Calotermes* (Montalenti). Химаза указывается для *Galleria* (Зибер и Метальников), пчелы (Doenhoff, Павловский и Зарин), жуков *Gnaptor* и *Necrophorus* (Gorka). Кератаза найдена у *Tineola* (Sitowski, Titschack, Lindstroem и Duspiva). Эрептазы приводятся для черного таракана (Swingle, Wigglesworth), личинок *Calliphora* и *Lucilia* (Wollmann). Фибриназа указывается для черного таракана (Basch) и гусениц (Straus). Протеаза, переваривающая фиброин шелка, — для *Anthrenus* (Abderhalden). Аспарагиназа — для тутового шелкопряда (Takeuchi и Inouye). Остается добавить, что в общих грубых вытяжках из целого насекомого — *Melolontha*, *Lytta*, комнатной мухи, кошенили — обнаружено также присутствие протеолитического фермента, растворяющего фибрин при образовании альбумоз (Kobert); приурочение его к определенному органу при такой остановке опыта невозможно.

Таким образом, протеолитическое действие среднекишечного сока насекомых обусловлено не смесью пепсиназы с триптазой и не промежуточным между ними ферментом (Krukenberg), но ферментами типа триптазы, которые гидролизуют белковые вещества, кроме кератинов, до альбумоз и пептонов и далее до полипептидов, и пептидазами — до аминокислот, причем от сложных белков отщепляются их простетические группы, перевариваемые своими ферментами.

люю реакцию (Hobson, Wigglesworth), чем указывает на возможность пепсинного пищеварения, впрочем насекомые представляют из этой возможности исключение (Buddenbrock); по другим авторам (Jordan), у всех беспозвоночных существует одна «первичная» триптаза, хотя и оказалось, что их протеазы обнаруживают два оптимума действия: щелочный и кислотный, из чего некоторые и выводят прямое существование и триптазы и пепсиназы (Jordan).

Что касается оптимума pH для протеаз у насекомых, то очевидно, что эти протеазы значительно специфичны: протеазы таракана и *Glossina* (Wigglesworth), а также *Lucilia* (Hobson) при действии их на желатин обнаруживают оптимум при pH около 7.5 и сохраняют активность и при выраженной кислотности; в то же время протеазы *Stenobothrus* и *Tettigonia* дают оптимум при pH в 6.2 (Schlottke), а тутовый шелкопряд при pH в 9.5 (Shinoda). Протеаза этих насекомых активируется энтерокиназой из тонкой кишки свиньи и тормозится восстановленным глутатионом, как у позвоночных (Schlottke), хотя собственных активаторов у насекомых не найдено ни в каком отделе кишечника. Триптазообразная природа протеаз у насекомых доказывается между прочим и тем, что свободные кислоты даже в весьма малых количествах прекращают их действие (Plateau, Frenzel, Biedermann) и что, например, фибрин под их действием не обнаруживает предварительного набухания (Frenzel, Biedermann); поэтому весьма вероятно, что у насекомых протеолитические ферменты ведут работу расщепления белковой частицы сообща, но в разных ее местах.

Присутствие в кишечнике насекомых пептидаз и полипептидаз доказывается проще всего тем, что кишечник в растворе пептона расщепляет последний при выделении тирозина (Abderhalden и Heise); затем то же расщепление пептона при выделении тирозина отмечено для пчелы (Petersen); вообще переваривание белков сопровождается образованием кроме тирозина также и триптофана (Biedermann, Moritz, Portier, Straus, Jordan, Petersen, Зарин), что наблюдается, например, у стрекоз, мучного червя, навозников, капустницы, златогузки. Полипептидазы ближе исследованы у жукелиц, прямокрылых (Schlottke) и гусениц (*Duspiva*), причем они гораздо более обычны внутри эпителиальных клеток, и не обнаруживаются свободно в пищевой каше; это заставляет думать, что окончательный гидролиз белков является процессом внутриклеточным.²

Широко распространенное у насекомых переваривание растительных белков зеленых тканей растений, не перевариваемых пепсиназой позвоноч-

¹ Обычно триптазы обнаруживают действие при pH от 7.5 до 9, а пепсиназы при pH от 1.6 до 5; вообще говорить прямо о пепсиназе или триптазе у беспозвоночных пока нельзя: эти термины, выработанные на позвоночных, должно переносить на беспозвоночных с осторожностью (Jordan).

² Карбоксиполипептидаза, аминополипептидаза и дипептидаза обнаружены во всех отделах кишечника и в мальпигиевых сосудах у *Decticus*, *Tettigonia* и *Stenobothrus* (Schlottke); обнаружение их в мальпигиевых сосудах очень своеобразно; у большинства выделения этих сосудов нормально никогда не попадают в среднюю кишку и при валовом определении пищеварительных ферментов в них нет (Dirks), но у жуков *Gnaptor* и *Necrophorus* экстракт из сосудов, сам белков не переваривая, в то же время облегчает их переваривание секретом средней кишки (Gorka); причина, повидимому, в том, что мальпигиевы сосуды содержат разное количество пептидаз, особенно дипептидазы, например у *Carabidae*, прямокрылых (Schlottke), мертвоедов (Mueller), и что эти ферменты внутриклеточные. Поэтому не ясно, участвуют ли пептидазы мальпигиевых сосудов в кишечном пищеварении или в промежуточном, уже тканевом обмене; но все же более вероятно, что пептидазы представляют собою, главным образом, ферменты внутриклеточные, и, следовательно, окончательное распадение белков до аминокислот надо считать таким же (Wigglesworth).

ных, а их триптазой перевариваемых с трудом и лишь после разрушения клеточной оболочки, совершается протеазами насекомых с легкостью и частью сквозь клеточную оболочку (Biedermann).

Весьма специфический фермент х и м а з а, или х и м о з и н, или «сычужный», свертывающий казеиноген молока в щелочной среде при образовании казеина и альбумоз, открыт в желудочном соке пчелиной моли *Galleria mellonella* (Зибер и Метальников), домашней пчелы (Doenhoff, Павловский и Зарин; против них Brown), *Gnaptor* и *Necrophorus* (Gorka), в вытяжках из сухих коллекционных *Coccinella* и *Cantharididae* (Kobert); поиски его у *Dytiscus*, *Hydrophilus* и *Periplaneta americana* дали отрицательные результаты (Plateau). Обнаружение у насекомых этого настроенного лишь на казеиноген молока фермента производит впечатление неожиданности, хотя в опыте гусеницы тутового шелкопряда и способны усваивать молоко (Campbell).¹ Но из того, что химаза обнаружена также у рыб и в растениях, очевидно, что функция ее сложнее и не столь специфично приурочена к свертыванию молока.²

Что касается места секреции протеаз, то является общепринятым мнение, по которому, кроме вообще исключительных случаев с личинками мясных мух и *Corethra* (§ 23), протеазы у насекомых образуются только в средней кишке, хотя иногда и отрываются антиперистальтически в зоб, и раз обнаружено где-либо в кишечнике протеолитическое действие, то, следовательно, оно вызвано непременно секретом средней кишки (Jordan); наблюдения над выделением протеаз мальпигиевыми сосудами единичны и подлежат проверке. Некоторые детали по вопросам о распределении протеаз по кишечнику и об изменении их концентрации при пищеварении даны для жуков видов *Carabus*; активная реакция во всем кишечнике их слабокислая, а оптимумом pH для протеазы является pH 9; последняя активируется свиной энтерокиназой и похожа на трипсин; у голодных жуков она из передней части средней кишки поступает в зоб и служит при внекишечном пищеварении; аминополипептидаза распространена так же, как и протеаза, но еще очень сильна и в заднем отделе кишечника; слабая карбоксиполипептидаза сильнее всего в переднем отделе средней кишки и в мальпигиевых сосудах; дипептидаза распространена так же и очень сильна; она и полипептидаза выделяются мальпигиевыми сосудами (Schlotke).

§ 32. Переваривание склеропротеинов. — Особый интерес представляет пищеварение у насекомых, питающихся белками склеропротеинами — волосом, шерстью, рогом животных; потребители этих веществ общеизвестны: это виды молей *Tinea*, *Trichophaga* и *Tineola*, портящие меха

¹ Оставленные на нем одним они 10 дней не теряют в весе и живут на 7 дней дольше вполне голодающих (Campbell).

² Уместно вспомнить по этому поводу, что именно химазе приписывалась способность также свертывания альбумоз и пептонов, обуславливающая процесс плазенизации белков (Данилевский), который является восстановлением белковой молекулы, и что химаза идентична пепсиназе, но вызывает обратное ей синтезирующее действие (Павлов; §§ 96 и 122).

и ткани; из жуков виды *Anthrenus* и *Dermestes*, поедающие шерсть, кожи, рог и тому подобные материалы; термиты, пухо- и власоеды *Mallophaga* и наконец, вероятно, *Hemimerus* (Vosseler).¹ *Anthrenus fasciatus* бывал выводим при кормлении его личинок одним сухим конским волосом (Herts). Пищеварение у этих потребителей кератина из названных эпидермальных образований изучено ближе только на гусеницах моли *Tineola biseliella* (Sitowski, Titschack, Babcock); оно обусловлено очевидной секрецией фермента из группы триптаз — к е р а т а з ы, способной расщеплять кератин волос с обращением его в вещества, близкие к альбумозам (Sitowski, Titschack); выделить этот фермент не удалось (Krueger). Кератин почти исчезает в экскрементах гусениц, или в них обнаруживаются волосы в самых разных стадиях переваривания, причем процесс переваривания распространяется на них снутри наружу, а экскременты оказываются богаче серой: содержат ее 4.03—4.62%, а поедаемая шерсть 2.23—2.58% (Titschack); поэтому переваривание кератина несомненно.² Однако развитие моли на совершенно чистом кератине не идет, так что очищенная от следов жира, белков и углеводов шерсть проходит сквозь кишечник *Tineola* непереваренной (Sitowski); для роста необходимы остатки белка и жира на волосах; они и являются якобы главной пищей (Sitowski, Biedermann, Jordan); даже простое искусственное загрязнение шерсти вытяжкой из экскрементов лошади усиливает потребление кератина (Titschack); с другой стороны, есть указания, что в составе волос и копыт всегда присутствует и неороговевший белок (Unna) и что неподатливость чистого кератина к перевариванию зависит от недостатка в пище солей (Titschack).

Несмотря на эти противоречия, весь вопрос, повидимому, решается следующими наблюдениями и соображениями. Вытяжка из кишечника гусеницы не оказывает действия на кератин (Schulz); это находит себе объяснение в том, что система кератазы тормозится кислородом; далее считается, что частицы кератина состоят из длинных пептидных цепей, образующих складки, которые и обуславливают его эластичность, и что эти цепи связаны одна с другой звеньями S — S, причем в построении соседних цепей участвуют две половины молекулы цистина; пептидные

¹ Содержимое зоба у *Mallophaga* обнаруживает их большую неразборчивость в пище: в нем найдены бородки перьев, остатки кутикулы насекомых, чешуи бабочек, частицы скорлупы семян, конидии грибов, споры вообще, хорион собственных яиц и сброшенные собственные шкурки (Waterstone); для многих видов из родов *Nirmus*, *Physostomum*, *Colpoccephalum*, *Menopon*, особенно их самок, указывается поедание и высасывание крови их хозяев (Strinberg, Kotlan).

² Уместно отметить, что кератины волоса и рога представляют собой склеропротеины, богатые содержащими серу группами, например цистином, и известные чрезвычайной устойчивостью по отношению к пищеварительным ферментам, агентам вольной природы и химическим воздействиям; непереваримые кератины по составу сравнительно немного отличаются от переваримых белков; так, белок содержит, в процентах: С 50.6—54.5, Н 6.5—7.3, N 15—17.5, S 0.3—2.2, О 21.5—23.5, а кератин человеческого волоса содержит, в процентах: С 50.65, Н 6.36, N 17.4, S 5.0, О 20.85; разница, главным образом, в содержании серы; по аминокислотам распада кератины и белки также довольно близки (Fischer, Dorpinghaus).

связи не могут быть разрушены гидролитическими ферментами, пока звенья S — S не разбиты восстановлением и цепи не освобождены; в среднекишечном секрете *Tineola*, *Mallophaga* и других потребителей волоса, несомненно, находится сильный восстановитель неизвестной природы, способный разрывать звенья S — S, вслед за чем белок и переваривается протеазой; большинство протеаз триптического типа явно тормозятся соединениями с сульфогруппой SH, но протеаза названных насекомых своеобразна тем, что не чувствительна в этом направлении. Эти две особенности, именно низкий оксидо-редукционный потенциал среды и низкая чувствительность к группе SH, и обуславливают способность переваривать кератины; переваривание это идет при оптимуме pH в 9.3, в то время как содержимое кишечника имеет pH в 9.9; in vitro переваривание идет только после предварительной обработки средой с pH в 10 (Linderstroem-Lang и Duspiva).¹

Белки-коллагены также крайне устойчивы к большинству протеаз и совершенно не поддаются действию ферментов триптического типа. Но у личинок *Lucilia* обнаружена коллагеназа, отделяемая от триптазы и переваривающая коллаген и эластин при оптимуме pH в 8.5; она сохраняется в экскрементах стерилизованных личинок и служит, несомненно, для внекишечного переваривания фиброзных межмышечных перепонок (Hobson).

Случай переваривания шелка, параллельный перевариванию коллагена, исследован на *Anthrenus museorum*; этот жук развивается на пище из одного шелка, то есть на одних аминокислотах, без прибавления жиров или углеводов (Abderhalden).

§ 33. Переваривание крови позвоночных. — Из вопросов белкового пищеварения у насекомых специальное освещение получили также вопросы переваривания в кишечнике кровососов плазмы и гемоглобина в насосанной ими крови млекопитающих.² Переваривание крови в средней кишке

¹ Весь метаморфоз *Tineola* при переваривании кератина можно провести в стерильных условиях; следовательно, присутствие обычных в кишечнике бактерий для этого переваривания не необходимо; специфические симбионты у этой моли не обнаружены; переваривание кератина является чисто собственным — ферментным (Titschack). Кроме того, надо иметь в виду, что питание кератином является для *Tineola* лишь частным случаем: она является явным полифагом и может развиваться, кроме шерсти, также на муке, консервах, сушеной рыбе и им подобных веществах, но в то же время явно предпочитает продукты, содержащие кератин (Titschack); с этой точки зрения интересно, что в вольной природе виды *Tinea* найдены в гнездах птиц и в погладках совы *Strix flammea*, следовательно в материале, также богатом кератином, перьев и волос (Willem); далее есть данные, будто личинки *T. vastella* найдены в рогах живых антилоп и буйволов (Mc Coquodale); наконец, гусеницы *Tineola* наблюдались за поеданием клещей; последнее наводит на мысль, что исходной пищей этой моли являются именно паразитические клещи и *Mallophaga* в шерсти млекопитающих и что переход на питание шерстью произошел вторично (Vollmer). Вообще число видов молей, питающихся роговыми веществами, довольно значительно (Joannis).

² Помощью преципитиновых реакций (Uhlenhuth) возможно определение природы крови, заглоченной кровососами, а следовательно и поставщика ее; такой анализ произ-

Culex начинается гемолизом эритроцитов; затем наступают кристаллизация освобожденного из них и растворившегося гемоглобина и его переваривание, главным образом в пространстве между перитрофической оболочкой и эпителием и в абсорбирующих клетках последнего, с образованием гемина; одновременно идет внутриклеточное образование жиров и усиленное выделение мочевой кислоты в экскретах (Boissezon). У *Anopheles* кровь в средней кишке сперва расслаивается на плазму и осевшие гемоциты, затем наступает гемолиз последних, и кровь превращается в однообразно окрашенную прозрачную массу; гемолизины вырабатываются, повидимому, также и слюнными железами (Galli-Valerio). Затем идет обезвоживание плазмы путем всасывания воды, ее желатинирование и расщепление гемоглобина; в средней кишке *Anopheles maculipennis* обнаружена активная протеаза, работающая в щелочной среде (Ягужинская); в конце пищеварения остается черная каша из гематина; на шестой фазе (Sella) пищеварения задний сфинктер средней кишки открывается, и непереваренные продукты перистальтикой переводятся в заднюю и затем прямую кишку (Беклемишев, Долматова).¹

У блох при переваривании эритроцитов насосанной крови в первую очередь получается восстановленный гемоглобин (Faasch). У мух *Glossina* насосанная кровь в переднем отделе средней кишки только густеет, в среднем чернеет, то есть гемоглобин ее переваривается, с образованием в пространстве между перитрофической оболочкой и кишечным эпителием кристаллов гематина, а в заднем, повидимому, уже всасывается (Wigglesworth).

Из других веществ ферментной природы, вероятно действующих в средней кишке насекомых на белки пищи, но уже не протеолитически, обнаружены следующие. В заднем отделе средней кишки у мух *Glossina* открыта свертывающая насосанную кровь **т р о м б а з а**, быстро нейтрализующая противоположную ей по действию антитромбазу или антикоагулин слюнных желез (Lester и Lloyd; § 24); судя по тому, что кровь в средней кишке у *Anopheles* не свертывается, а у *Aedes* свертывается (Yorke и Magfie), также можно делать вывод о присутствии или отсутствии в них коагулина или антикоагулина; тромбоза указывается также для личинок *Oestrus* (Weinberg), а антитромбоза — для многих кровососущих насекомых (Cornwall и Patton), но ближе все эти случаи не изучены. Вероятнее,

веден над *Anopheles* (Weyer), клопами и другими комарами (Weidanz). Кровь крокодила в кишечнике мухи-цеце *Glossina palpalis* узнается морфологически (Koch). Диагностику поставщика крови очень важна в вопросе об «антропофилии» или «зоофилии» разных рас *Anopheles* (Weyer).

¹ В процессе переваривания насосанной крови у *Phlebotomus papatasi* различаются следующие шесть стадий, отсчитываемых снаружи по прозрачным сегментам брюшка: первая — перед приемом крови, когда яичники не развиты, вторая — яркокрасная кровь во всех сегментах кроме последнего, третья — темнокрасная кровь, невидимая через три последних тергита и два стернита, четвертая — три тергита и пять стернитов или по четыре тергита и стернита затемнены кровью, пятая — кровь затемняет один тергит и три стернита или два стернита и два тергита, шестая — брюшко свободно от крови, вытесненной вполне развитыми яичниками (Мирзаян).

что ферменты, действующие на свертывание крови, а также обуславливающие растворение или консервировку ее эритроцитов, выделяются переднекишечными железами (§ 24).

Ставился в связь с белковым пищеварением, и во всяком случае может быть поставлен в связь с вопросом об экстраинтестинальных кишечных выделениях, своеобразный факт лучшего заживления гнойных ран у человека и млекопитающих благодаря присутствию в них личинок некоторых «мясных» мух. Вопрос о практическом, клиническом применении этих личинок имеет свою историю и методику (Roberts, Livingstone и Prince, White, Baer, Wilson, Doan и Miller). В частности, давнее указание на возможность использования личинок при остеомиелите (Larrey) привело к введению в практику борьбы с ним, а также с газовой гангреной личинок преимущественно *Lucilia sericata*, *Phormia regina* и нескольких других видов из семейств *Muscidae* и *Tachinidae* (Парамонов); яйца *Lucilia* хорошо стерилизуются для получения стерильных личинок 10⁰/₁₀-м формалином.¹ Благоприятно также действие и водных экстрактов из личинок (Maurice); и это последнее обстоятельство указывает, что, кроме очищения раны личинками и механического раздражения ими тканевой раны, действуют на них также и продукты обмена мух, в частности их экскременты (Brompt). Действительно, при ближайшем исследовании оказалось, что благоприятно действующим на заживление ран веществом при применении личинок *Lucilia sericata* является аллантоин, обнаруживаемый в их кишечнике и экскрементах (Robinson), стимулирующий грануляцию раневой поверхности, изменяющей pH в сторону щелочную и имеющий бактерицидные свойства. Применимыми для лечения ран оказались и виды *Calliphora* (Кожанчиков).

§ 34. Переваривание углеводов. — При ферментации углеводов вообще могут происходить следующие процессы: дегидрирование предельных соединений, которые являются донаторами активного водорода, гидрогенизация непредельных соединений при фиксации активного водорода, дегидратация в виде отщепления воды с образованием непредельных связей, гидратация в виде присоединения воды к непредельным соединениям, оксидация в виде акцепции кислорода, превращение перекиси в двуокись с выделением активного кислорода. К а р б о г и д р а з ы гидролизуют углеводы и делятся на группы, соответствующие типам углеводов — ди-, три- и полисахаридов; из них п о л и а з ы разлагают полисахариды, г е к с о к с и д а з ы — дисахариды. Так, а м и л а з а расщепляет нерастворимый полисахарид крахмал при получении дисахарида мальтозы, г л и к о г е н а з а расщепляет гликоген, и н у л а з а расщепляет инулин и дает фруктозу, с а х а р а з а или инвертаза разлагает дисахарид сахарозу на глюкозу и фруктозу, л а к т а з а действует на дисахарид лактозу и дает дек-

¹ В разных отделах кишечника личинок обнаружены амилаза, триптаза, эрептаза; в их пище после стерилизации исчезает инвертаза, так что, вероятно, сахар гидролизуются у них бактериями (Fletcher и Haub); простейшим их кормом является свежее тощее мясо, сахар и водопроводная вода (Haub и Miller).

строзу и галактозу, э м у л ь с и н расщепляет глюкозиды, то есть соединения углеводов с несхаристыми веществами по типу эфиров, например амигдалин на глюкозу, синильную кислоту и бензойный альдегид, м и р о з и н или миоглюкозидаза расщепляет глюкозид синигрин на глюкозу, роданистый аллил и кислый сернокислый калий (§ 12), ц е л л ю л а з а разлагает нерастворимый и стойкий полисахарид клетчатку, к с и л а н а з а разлагает пентозаны, входящие вместе с клетчаткой в состав клеточных оболочек растений. Карбогидразы в большинстве случаев специфичны в отношении субстрата действия, но иногда также и по организму, из которого выделены. Все эти ферменты или доказаны, или подозреваются в среднелишечном соке насекомых.

Амилолитические свойства в соке средней кишки выражены не столь резко; это в свое время повело даже к их отрицанию (Jousset de Bellesme); но в них не приходится сомневаться, по крайней мере для очень многих насекомых.

Амилаза констатирована у следующих объектов: тараканов *Periplaneta* (Abbot, Basch, Dirks, Jousset de Bellesme, Plateau, Sandias, Swingle, Wigglesworth), тутового шелкопряда (Acqua, Jameson и Atkins, Kawasa, Suda и Saito, Sawamura), разных гусениц (Biedermann, Dirks, Kobert, Ненюков, Plateau, Straus), *Dixippus* (Belehrádek), *Tenebrio* (Biedermann, Frenzel), пчелы (Brown, Evenius, Павловский и Зарин), *Dyliscus*, *Hydrophilus*, *Geotrupes*, *Melolontha*, *Polyphylla* (Bounoure, Kobert), тлей (Buesgen, Staniland, Zweigelt), *Aphrophora* и *Philaenus* (Gruner), *Gastrophilus* (Kemritz), *Galleria* (Зибер и Метальников), личинок *Calliphora* и *Lucilia* (Wollmann), мух *Glossina* и *Calliphora* (Wigglesworth), личинок *Limnophilus* (Rocques), термита *Calotermes* (Montalenti), видов *Carabus*, но только в зобу и в переднем отделе средней кишки, в очень незначительном количестве (Schlottke).

В отношении амилазы наблюдаются во всяком случае некоторые и довольно значительные различия от одной группы к другой (Plateau).¹ У пластинчатоусых жуков, например, среднелишечный сок является единственным средством обращения крахмала в глюкозу; у гусениц последняя образуется также в средней кишке, причем главная масса крахмала превращается в эритродекстрин (Biedermann и Moritz); у взрослых *Hydrophilus* амилаза переваривает крахмал в 15 минут (Plateau); у домашней пчелы крахмал переваривается в декстрины также в средней кишке, а не в зобу (Petezsen, Зарин). Наоборот, амилаза, повидимому, отсутствует в средней кишке у плотоядных форм, у которых она выделяется, вероятно, слюнными

¹ Полисахариды представляют собою коллоидные вещества мицеллярного строения, в то время как моно- и дисахариды — кристаллоиды. По методу метилирования установлено, что в молекулу клетчатки входят до 200 глюкозных остатков, в молекулу крахмала 26—30, гликогена 12—18; метод осмометрический дает для клетчатки 2000—3000 остатков и для крахмала 940 или, по другим исследованиям (Staudinger), для обоих около 2000. Натуральный крахмал состоит на 80—85% из смеси своих компонентов, α и β , в отношении первого ко второму 36 к 64, и из 15—20% амилопектина; он всегда содержит азота до 0.5—2.0, фосфора до 0.14—0.23 и жирных кислот до 0.95%; гликоген получается преимущественно из крахмала- α . Амилаза делится поэтому на две формы: α -декстриногенамилазу и β -сахарогенамилазу; в животном организме преобладает форма α .

железами, например у *Carabus* (Schlottke), *Dytiscus* (Plateau), у личинок *Calliphora* (Weinland); а также у форм, у которых она уже констатирована в слюне, каковы *Periplaneta*, *Gryllotalpa* (Porta, Jousset de Bellesme) или *Aphrophora* (Gruner). Более детально изучена в этом отношении жидкость средней кишки, *Tenebrio molitor*, обладающая сильно выраженным свойством превращать крахмал в декстрины и затем в сахар (Biedermann, Frenzel). Не устранена, впрочем, окончательно возможность допущения, что амилолитические и инвертирующие свойства сока средней кишки возникают во многих случаях от соответствующих ферментов, выделяемых в переднем отделе кишечника или слюнными железами.¹ По отношению к тутовому шелкопряду в амилолитическом пищеварении отмечены следующие особенности: у европейских рас амилазы почти или совершенно не обнаружено, у японских она всегда существует и после четвертой линьки становится более активной, — у самца сильнее, чем у самки; при неблагоприятных условиях питания активность ее понижается; обратно, гемолимфа у европейских рас содержит сильную амилазу, у японских — никакой; обе эти сильные амилазы являются, таким образом, доминантными менделевскими признаками; подобные расовые различия замечены также по отношению к каталазе и оксидазам (Matsumura, Shinoda).²

Для других углеводов типа крахмала гликогеназа названа у гусениц чешуекрылых (Dirks), гусениц и имаго тутового шелкопряда (Straus), куколок *Dendrolimus pini*, домашней мухи и *Melolontha* (Kobert). Инулаза указана для *Melolontha melolontha* (Kobert), личинки пчелы (Павловский и Зарин; ее отрицает Phillips) и гусениц тутового шелкопряда и *Hypomeuta* (Straus); другими исследователями инулиназа отрицается вовсе (Ullmann). Получение при амилолитическом процессе мальтозы, а затем из нее декстрозы указывает на присутствие в средней кишке мальтазы.

Мальтаза обнаружена: у личинок *Tenebrio* (Biedermann), у многих гусениц (Straus, Dirks, Sawamura), частью и у их куколок (Straus), у всех фаз *Calliphora* (Straus), у *Periplaneta* (Abbot, Swingle, Wigglesworth), у пчелы (Bertholf, Phillips), тутового шелкопряда (Jameson и Atkins, Sawamura), у пруса (Ненюков и Тареева), у жуков *Gnaptor* и *Necrophorus* (Gorka). Инвертаза указана для длинного ряда насекомых; она приводится для тараканов *Periplaneta* (Abbot, Dirks, Swingle), пчелы (Axenfeld, Bertholf, Brown, Erlenmeyer, Evenius, Павловский и Зарин, Phillips, Зарин, Козьмина и Комаров), разных гусениц (Axenfeld, Dirks, Ненюков, Straus), тутового шелкопряда (Kawasa,

¹ По поводу действия фермента насекомых на крахмал, между прочим, указывается, что сырые крахмальные зерна перевариваются лишь после того, как на них предварительно разрушен амилопектиновый слой, и что лихенин и гликоген расщепляются легче крахмала (Ullmann); что пчелой крахмал картофеля не переваривается, а крахмал пылевых зерен переваривается вполне (Lotmar); что крахмал картофеля и аррорута, равно как и полученные из него декстрины плохо перевариваются *Melanoplus* (Brown); что амилаза *Eurygaster* наилучше переваривает крахмал пшеничный (Кожанчиков).

² Своеобразно, что у *Melanoplus bivittatus* все полисахариды или усваиваются весьма несовершенно, или вовсе не усваиваются; размалывание крахмальных зерен лишь очень незначительно помогает их использованию; глюкоза же, галактоза и ксилоза всасываются быстро и совершенно (Brown).

Suda и Saito, Yamafuji); или она найдена только в гемолимфе (Jameson и Atkins), *Tenebrio molitor* (Biedermann), *Dytiscus*, *Hydrophilus*, *Geotrupes*, *Melolontha*, *Polyphylla* (Bou-poure), разных других жуков (Axenfeld, Gorka), *Lasius* (Piéron), *Limnophilus* (Rocques), червеца *Tachardia* (Tschirsch и Luedy), всех фаз *Calliphora* (Straus, Wigglesworth), прыса и саранчи, бабочек *Pieris* и *Vanessa* (Ненюков), *Calotermes* (Montalenti). Между европейскими, китайскими и японскими расами тутового шелкопряда установлены значительные различия в активности инвертазы (Yamafuji).

Из этих данных можно, пожалуй, заключить, что у большинства плотоядных форм в средней кишке нет ни мальтазы, ни инвертазы: или они им «не нужны», или выделяются слюнными железами (Jordan).¹

Из прочих карбогидраз для насекомых указываются: декстриназа, разлагающая декстрины, у пчелы (Bertholf); инулаза, констатируемая у гусениц тутового шелкопряда и *Hyponomeuta* (Straus), у личинок *Calliphora*, у прыса и саранчи (Ненюков и Тареева), но отрицаемая у пчелы (Зарин, Phillips); раффиназа, разлагающая трисахарид раффинозу и приводимая для гусениц *Euproctis*, *Porthetria* (Straus), Тутового шелкопряда и личинок *Calliphora*; мелицитаза — у личинок пчелы (Bertholf), трегалаза — у пчелы (Bertholf и Phillips); лактаза, указываемая для личинок пчелы (Bertholf), самой пчелы (Павловский и Зарин), для имаго *Calliphora* и гусениц *Euproctis*, *Hypomeuta*, *Galleria*, *Lymantria* и тутового шелкопряда (Straus), у таракана (Wigglesworth); этот последний фермент предназначен, очевидно, для действия на какой-нибудь другой пищевой продукт (Straus); после стерилизации у пчелы он исчезает (Brown).

Наконец, из глюкозидаз, действующих на глюкозиды, то есть углеводы, осложненные присоединением других органических групп, у тутового шелкопряда перед окукливанием исследована эскулаза — фермент типа «эмульсина», расщепляющий глюкозид эскулин, а лучше его салицин, при образовании глюкозы (Axenfeld); у пчелы эмульсин не найден (Зарин). Ферменты типа эмульсина, расщепляющие глюкозиды амигдалин,² салицин,

¹ По среднекишечному перевариванию углеводов у пчелы данные противоречивы; так, по одним (Phillips), крахмал, декстрины, гликоген и инулин в чистом виде не перевариваются; по другим (Павловский, Зарин, Petersen), перевариваются, но может быть лишь за счет ферментов, почерпнутых из пыльцы или из мышц стенок желудка (Phillips); сахароза, мальтаза, трегалоза и мелицитоза расщепляются с трудом, декстроза и левулеза вообще усваиваются прекрасно (Phillips); присутствие в средней кишке инвертазы ставится под сомнение (Axenfeld); по вопросу об инверсии сахаров высказываются мнения, что грудная железа инвертирует только самое небольшое их количество при максимуме на 7-й день жизни, а инверсия среднекишечными и глоточными железами развивается максимально к 16-му дню, и что, вероятно, инвертаза средней кишки служит для собственных нужд организма, а инвертаза глоточных желез идет на инверсию сахаров для меда (Кузьмина и Комаров).

² Амигдалин разлагается амигдалазой на две частицы глюкозы, бензальдегид и синильную кислоту; его разлагают: глюкозидаза, расщепляющая дисахарид; прыназа, отщепляющая остаточную молекулу глюкозы от бензальдегида, и фермент, отщепляющий бензальдегид от синильной кислоты, — все вместе обыкновенно приписывается одному эмульсину (Baddenbrock); у *Melolontha* он приурочен, кроме кише-

арбутин, гелицин, конифарин и эскулин, найдены в грубых экстрактах. Отмечены: а м и г д а л а з а у *Melolontha*, куколок *Dendrolimus pini* и куколок муравьев; с а л и к а з а у *Melolontha* и куколок муравьев; г е л и к а з а и а р б у т а з а у них же; ф л о р и д з и н а з а у них же и домашних мух; к о н и ф е р а з а у них же и у куколок *Dendrolimus pini*; э с к у л а з а у них же; к в е р ц и т р а з а у *Melolontha* и *Coccinella* (Kobert); необходимо заметить, что эти находки сделаны в большинстве случаев (Kobert) на сухом, коллекционном материале, и нельзя, конечно, поручиться при такой обстановке опыта, к каким органам эти ферменты относятся; во всяком случае их наличие указывает на возможность нейтрализации и даже утилизации организмом насекомого часто вредных глюкозидов. С другой стороны, мирозин — т и о г л ю к о з и д а з а, расщепляющая глюкозид синигрин крестоцветных, у потребителей этих последних не обнаружена; ¹ равно как нет указаний и на присутствие у насекомых ферментов, которые расщепляли бы глюкозиды группы сапонинов, например в *Saponaria*, *Senega*, вещества ядовитые и сильно гемолизирующие — сапотоксины.

Вообще глюкозиды принято считать за вещества неопределенного питательного значения, но важные при выборе пищевого растения (§ 12); насекомые для использования углеводной части глюкозидов должны обладать специальными ферментами, а для предохранения себя от их ядовитого действия — особым иммунитетом (Axenfeld).

Указывается также на отсутствие расщепления в кишечнике танина по его присутствию в экскрементах (Уваров).

§ 35. Переваривание скелетных растительных полисахаридов. — Переваривание скелетных растительных веществ, в состав которых входит, главным образом, клетчатка, представляет особый интерес. Клетчатка в виде стенок клеток во многих случаях пищеварением насекомого не затрагивается, и, например, куски листьев в экскрементах гусениц остаются неизмененными, кроме их краевых клеток (Asqua, Plateau, § 65); хотя их содержимое иногда оказывается вполне переваренным, несмотря на механическую целостность их стенок (Biedermann). То же относится к зернам цветочной пыльцы в кишечнике пчелы: одни из них проходят через пищеварительный канал без изменения, у других содержимое оказывается вполне переваренным, несмотря на целостность оболочки, ибо ни одно зерно не разгрызается; вероятно, переваривание происходит через отверстия и поры в наружной оболочке — экзине — пыльцевой клетки и через нежную, пронизываемую ее внутреннюю оболочку — интину

ника, к половым органам самки (Brunswick). Кроме того, глюкозидазы найдены у личинок *Tenebrio* (Biedermann), разных гусениц и таракана (Dirks), жука *Gnaptor* (Gorka); в куколке муравья обнаружена «формизимаза», дающая муравьиную кислоту из гликогена, глюкозы, амилодекстрина, мальтозы и сахарозы (Kobert).

¹ Синигрин или мироновокислый калий разлагается мирозином на глюкозу, аллиловое горчичное масло и бисульфат калия (§ 12).

(Whitcomb и Wilson);¹ зерна крахмала пчелой также часто не перевариваются, если не разрушена защитная, пектиновая их оболочка, но крахмальные зерна в пыльце перевариваются легко: вероятно у них нет этой оболочки (Lotmar).

Древесина, как пищевое вещество представляет собой смесь, главным образом углеводов: крайне трудно растворимой клетчатки или целлюлозы,² легче растворимой гемицеллюлозы, или смеси гексозанов и пентозанов, ксилана и у хвойных — маннана; при этом клетчатка является не в чистом виде, а вместе с инкрустирующими ее веществами: ароматическим альдегидом гадромалом, до 1—2%, лигнинными кислотами, до 12% (Czaprek) и даже до 38—52% (Buddenbrock) и со склеивающими пектиновыми веществами.³

Клетчатка или целлюлоза, вместе с сопутствующими ей в виде гемицеллюлозы пенто- и гексозанами, является самым распространенным углеводистым веществом на земной поверхности; за ней в этом отношении идет крахмал; строение молекулы целлюлозы рисуется в виде цепи из глюкозных остатков, связанных в целлобиозные группы. Клетчатка растительных клеток надолго остается в них пассивным, мертвым материалом. Здесь уместно заметить, что паразитирующие в древесине грибы разрушают инкрустирующие вещества и освобождают клетчатку, которая тогда становится более переваримой; однако совершенно здоровую и сухую поделочную древесину едят жуки *Lymexylon*, *Xylotrypes*, *Anobium*, термиты.

Из ферментов, способных переваривать вещества древесины, раньше других доказана ксиланаза, гидролизующая полисахариды типа пентозанов и среди них ксилан, полисахарид ксилозы, углевода с пятью атомами углерода; ксиланаза доказана у личинок жука *Phymatodes*, живущих на буке между корой и древесиной; в коре бука содержится 18.9% пентозанов, в древесине 23.54%, а в экскрементах личинки 18.48%; кроме того, кишечник *Phymatodes*, растертый в воде с прибавлением хлороформа, через сутки переваривает ксилан с образованием в растворе пентоз (Seillière).⁴ Гемицеллюлазы, повидимому, распространены довольно широко; они обнаружены в пищевой массе *Forficula* и разных саранчевых (Biedermann), в зобу *Dixippus* (Belehrádek). Лихениназа, дающая глюкозу из лишенина, то есть «запасной» клетчатки, обнаружена

¹ По прежним сведениям, содержимое пыльцы усваивается только, если ее оболочка разжевана (Petersen); хотя из других данных очевидно, что и при отсутствии целлюлазы другие ферменты способны проникать сквозь клеточные оболочки (Biedermann).

² По строению к клетчатке близок лихенин.

³ Состав древесины, исследованной с энтомофизиологической целью, дает следующие средние числа (в процентах сухого вещества): клетчатки 40—62, лигнина 18—38, пентозанов 6—23, гексозанов 2—14, крахмала 0—5.9, сахаров 0—6.2, белков 1.1—2.3; смесь пентозанов и гексозанов дает гемицеллюлозу; пентозаны при гидролизе дают ксилозу и арабинозу и встречаются, главным образом, в клеточных стенках; гексозаны дают глюкозу и представляют собою главным образом запасной материал (Mansour и Mansour-Bek).

⁴ Следует, может быть, по этому поводу упомянуть, что пентозы, именно ксилоза и рибоза, входят в состав нуклеиновых кислот ядерного вещества животной клетки.

у *Stenobothrus* и *Tettigonia* (Schlottke, Lewis и Jewell), у гусеницы *Cossus* (Mansour и Mansour-Bek).

Что касается присутствия целлюлазы, то есть фермента, переваривающего клетчатку, то одними авторами (Marchal) она признается для насекомых, другими (Jordan) совершенно отрицается.

Целлюлаза указывается: у травоядных саранчевых (Biedermann), в их числе у саранчи и пруса (Ненюков и Тареева), у *Dixippus* в слюне (Belehrádek), у уховертки *Forficula* (Biedermann), у гусениц *Cemiosoma* (Hering), червецов (Smith), у личинок *Miastor* в слюне (Springer, Harris). С другой стороны, поиски целлюлазы у *Tenebrio* (Biedermann), *Hydrophilus* (Plateau), *Tineola* (Sitowski), тутового шелкопряда (Kellner), *Pieris brassicae* (Biedermann и Moritz), *Oryctes* и *Osmoderma* (Wiedemann), *Calotermes* (Montalenti) дали отрицательные результаты: препараты из этих насекомых оказались не действующими на клетчатку ни в виде волокон, ни в виде клеточных оболочек.

На деле получены данные, что настоящая целлюлаза, дающая глюкозу при гидролизе фильтровальной бумаги, выделяется среднекишечным эпителием личинок *Cerambyx cerdo* (Ripper), *Hylotrupes bajulus* (Falck), *Macrotoma palmata* (Mansour и Mansour-Bek) и *Xestobium-rufovillosum* (Ripper), причем целлюлаза из кишечного сока *Stromatium*, с оптимумом pH в 5.5 разлагает клетчатку даже в ее соединении с лигнином — лигноцеллюлозу (Mansour и Mansour-Bek); далее, клетчатки и пентозанов в буровой муке, то есть экскрементах *Xestobium*, гораздо меньше, чем в исходной древесине — его пище (Campbell); отношение клетчатки к лигнину в здоровой дубовой древесине, в которой живут личинки *Xestobium*, равно от 2.38 до 2.81, а в их экскрементах оно равно от 0.86 до 1.24; так что, если принять, что лигнин остался неприкосновенным, то треть введенной древесины оказывается переваренной и 80% этого количества являются клетчаткой; при этом древесина на периферии ходов личинок, с отношением клетчатки к лигнину в 1.13, также оказывается настолько же переваренной, как и буровая мука — экскременты; это указывает, что фермент активен еще и в экскрементах (Norman).

Но, с другой стороны, многие живущие в древесине насекомые совершенно не переваривают клетчатки; таковы *Lyctus* (Campbell), *Xystrocerus* (Mansour и Mansour-Bek), *Cossus* (Ripper): у них различий в содержании клетчатки в пище и экскрементах нет; у *Lyctus*, кроме того, не найдено и гемицеллюлазы (Parkin). В подобных случаях живущие в древесине насекомые вполне зависят от содержания в древесине крахмала и сахаров; гусеница *Cossus* вводит в себя большое количество древесины, чтобы получить из нее нужное количество усвояемых углеводов; последних в виде редуцирующих сахаров, в тополевой древесине 2.27%, их не остается в экскрементах ни следа (Ripper); они, очевидно, являются главным фактором питания и роста, так как при кормлении гусеницы свеклой все развитие ее совершается в один год вместо трех (Ripper). Живущий нормально в древесине *Zootermopsis angusticollis* нуждается не только в клетчатке, но и в сахарах, витаминах и солях (Cook и Scott). Яйцекладущие самки *Lyctus* выбирают древесину, в которой достаточно крахмала; поэтому древесина, медленно поспевающая и вследствие этого бедная крахмалом, оказывается

иммунной против нападения этого жука (Wilson). Если из древесины извлечь водой в 60° растворимый сахар при сохранении крахмала, то личинки *Lyctus* живут, но не растут; если же кипячением удалить и крахмал, то они гибнут; но рост их возобновляется, если сахар восстановить (Parkin). Личинки *Macrotoma*, с их активной целлюлазой, заселяют сердцевину дерева с содержанием в ее древесине сахаров и крахмала всего в 0.47—0.70%, в то время как личинки *Xystrocera*, лишённые целлюлазы, нападают на те же породы деревьев, но только на их заболонь, с содержанием крахмала и сахаров в 10% (Mansour и Mansour-Bek).

Питательность древесины, если ее клетчатка не переваривается, должна быть признана ничтожной (Haberland); вопрос о потреблении древесины осложняется весьма вероятными допущениями, что или в большинстве случаев «древоядности» потребляется вовсе не древесина, а заражающие и разлагающие ее грибы и микробы, или клетчатка и пентозаны перевариваются только зараженные грибами: последние освобождают древесину от инкрустирующих ее веществ (Jordan). Если личинкам жуков *Synchroa* и *Dendroides*, живущим в дубовой коре, зараженной грибом *Armillaria*, давать или стерилизованную кору без мицелия гриба, или стерилизованную ткань гриба, то на этой пище развитие жуков удлинится вшестеро, но заканчивается тотчас же после дачи нестерилизованной коры или гриба (Payne). Личинки *Hylotrupes*, живущие в совершенно сухом дереве, лишь с 9.6% воды и без грибного мицелия, извлекают в кишечнике до 21% целлюлозы и гемицеллюлозы; остальная часть древесины остается нетронутой: перевариваемая часть должна находиться в другой форме и не зависит от части, связанной с лигнином; в то же самое время переваренная древесина не обнаруживает ни изменения окраски, ни особого разрыхления, ни расщепления связи между лигнином и целлюлозой (Falck.). По мнению других авторов, древоядные личинки не зависят от микробов, разлагающих древесину; можно различить два типа их: во-первых, личинок, не обладающих целлюлазой, получающих углеводы пищи в виде древесины и живущих поэтому только в породах, богатых сахарами, — таков, например, усач *Xystrocera*; во-вторых, личинок с целлюлазой, — таков усач *Macrotoma*; насекомые вроде термитов и личинок пластинчатоусых жуков, несущие кишечных *Protozoa*, одновременно являются и потребителями *Protozoa* и используют целлюлазу этих последних (Mansour и Mansour-Bek).

Относительно термитов некоторые наблюдатели полагают, что вообще все они едят пищу, только пронизанную мицелием грибов, и что клетчатка проходит их кишечник без изменений; эти насекомые — исключительно потребители грибов (Ион; § 11). В опытах над *Termopsis* оказалось, что: естественная древесина по сравнению с чистой клетчаткой в виде фильтровальной бумаги ускоряет развитие; питание чистой клетчаткой задерживает развитие крыловых зачатков; стерилизованная здоровая древесина обладает большой питательной ценностью, чем отмершая; фильтровальная бумага, смоченная настоем издубильных сружек, обладает питательностью средней между питательностью здоровой древесины и смоченной фильтровальной бумаги; бумага, смоченная настоем из съедобного гриба, не обнаруживает повышения питательности; бумага, смоченная очень слабым раствором сернокислых кальция и аммония, ускоряет развитие (Roessler).

По вопросу об относительном значении при переваривании клетчатки пищеварительного аппарата самого термита *Zootermopsis* и населяющих его кишечник *Protozoa*, приводятся следующие данные: кроме целлюлозы переваривается, главным образом, гемицеллюлоза; организм термита самостоятельно перерабатывает самое большее одну треть заглоченного количества древесины, обработка остальных двух третей падает на *Protozoa*; для удовлетворения своей потребности в энергии термит, содержащий *Protozoa*, должен окислять эквивалент от семи восьмых всей массы материала, в том числе также некоторое количество материала, уже обработанного *Protozoa* (Hungate).

Итак, совершенно прямых доказательств переваривания клетчатки самими питающимися древесиной насекомыми пока нет, и в то же время почти неперменное присутствие в них *Protozoa* или других симбионтов — микробов — едва ли представляет собою лишь случайное совпадение; так или иначе, но более интимные вопросы о том, что собственно едят такие насекомые — частицы ли переваренной или полупереваренной клетчатки, или секреты, либо экскреты симбионтов, или их самих — остаются не решенными (Уваров). Таким образом, большая часть проблемы о переваривании и усвоении клетчатки переносится в область вопросов симбиотического питания у насекомых (см. соответствующую главу).

Существование значительного числа насекомых потребителей грибов или вредителей энтомологических коллекций, каковы, например, термиты, сеноеды, *Anthrenus*, которые поглощают пищу, богатую хитином, то есть аминокуглеводом, заставляет предполагать у них наличие х и т а з ы для его переваривания. Точных данных по этому вопросу нет, но косвенные указания существуют; так, личинка жука *Platyedema tricuspis* хотя и не растворяет хитин питающего ее гриба полностью, но в экскрементах ее обнаружены остатки хитина, частью расщепленного (Kemner, Schulze).¹ Хитаза приписывается и личинке осы *Pseudagenia*, паразитирующей на пауках (Ramme; § 24).

§ 36. Переваривание жиров. — Простейшим щелочным гидролизом жировых веществ является их смывление; освободившиеся при нем жирные кислоты образуют со щелочами растворимые мыла, эмульгирующие жиры. Липазы как стеато- или липолитические ферменты представляют часть обширной группы эстераз и разлагают жиры как сложные эфиры глицерола или холестерина и жирных кислот на их спирты и кислоты; они различаются по субстрату, который разлагают, и обладают не абсолютной, но лишь относительной специфичностью. В активировании их принимают участие белковые тела, особенно альбумины, и вещества желчи; для беспозвоночных и среди них для насекомых характерна возможность расщепления жиров в слабо кислой среде и в отсутствии желчи.

Присутствие в среднекишечном соке насекомых ферментов стеато- или липолитических представляется бесспорным: их действие отмечено всеми авторами, изучавшими пищеварение (Plateau, Jousset de Bellesme, Biedermann, Porta, Frenzel), и они обладают энергичной расщепляющей и эмульгирующей способностью.

¹ Вопрос о тождестве или большом сходстве хитина членистоногих с «хитином» грибов представляется еще не решенным

Липазы в общей форме отмечены для: тараканов *Periplaneta* (Abbot, Plateau, Sandias, Dirks, Sanford, Swingle, Wigglesworth), прыса и саранчи (Ненюков и Парфентьев), тутового шелкопряда (Kawase, Suda и Saito, Sawamura, Straus), разных гусениц (Dirks, Biedermann, Swingle), *Tenebrio molitor* (Biedermann), *Gnaptor* (Gorka), *Dytiscus*, *Hydrophilus*, *Geotrupes*, *Melolontha* и *Polyphylla* (Bounoure), пчелы (Brown, Evenius, Зарин, Павловский и Зарин), *Gastrophilus* (Kemnitz), видов *Carabus* (Schlottke).

Однако есть указания, будто у домашней пчелы жиры пищи, получаемые из цветня, вовсе не расщепляются и не всасываются (Petersen), хотя липаза у нее обнаружена бесспорно (Зарин); с другой стороны, не найдено липаз ни у тутового шелкопряда (Acqua, Nazari, Hatano; против Kawase, Suda и Saito и Straus), ни у бабочек-бразников и дневных (Stober), хотя среднекишечный сок шелкопряда и обладает сильной эмульгирующей способностью (Cornalia); липаза у него поступает извне вместе с пищей. Таким образом липазы широко распространены среди насекомых самых разнообразных режимов, но не исключено подозрение (§§ 96 и 116), что в приведенных определениях замешаны также и метаболические, внутриклеточные липазы. Во всяком случае надо иметь в виду, что они отличны одна от другой в зависимости от различий в жировых веществах пищи.

§ 37. Переваривание воска. — Особый интерес представляют случаи питания насекомых воском и воскообразными веществами, усвоение которых недоступно, повидимому, ни одному другому животному.¹ Детальное изучение переваривания воска произведено на гусенице восковой огневки *Galleria mellonella*, питающейся воском пчелиных сотов. В природной обстановке воск оказывается необходимой составной частью пищи этих гусениц, и соты содержат его около 60%; усвояемая фракция воска в виде его высокомолекулярных кислот и эфиров равна 34—43 (Duspiva) и даже 50% (Dickman) и вероятно охватывает все алкоголи воска, часть кислот и эфиров высокомолекулярного веса, но отнюдь не парафины (Duspiva). Другие компоненты пищи, азотистые и углеводные, также необходимы для питания и почерпываются из остатков меда, шкурок пчел и отбросов, загрязняющих соты и улья; воск при опытах может быть заменен сахаром, мукой; пищеварение идет в щелочной среде (Метальников, Fiessinger). В средней кишке гусениц работают протеаза и липаза; меда гусеницы не едят, и поэтому в кишечнике их нет и соответствующих ферментов; протеаза направлена только на белковые примеси в воске; других белков в нормальной пище нет (Roy).

В обстановке опыта кормление гусениц одним чистым воском не дает их прироста, вызывает укорочение куколочной стадии, карликовость бабочек, каннибализм гусениц (Метальников, Sokolovski, Богданов, Doenhoff); точно так же развитие не идет и на взятых отдельно компонентах воска — церине и мирицине (Метальников); однако питание ими, несмотря на их химическое различие, подобно питанию полным воском и может

¹ Примеры такого питания известны только среди чешуекрылых; так, виды группы *Galleriini* и среди них главным образом *Galleria*, *Achroea*, затем *Aphomia*, *Melissoblyptus* живут на счет сотов пчел и шмелей; виды *Epiropyrops* из семейства *Epiropyridae* питаются, повидимому, паразитически воском, выделяемым на теле цикадок *Fulgoroidea*.

заменить его; обратно, этой замены нельзя получить при помощи пальмитиновой и стеариновой кислот; вероятно воск необходим гусеницам так же, как источник метаболической воды (Метальников).

По другим данным, воск для питания *Galleria* не необходим: выведены два ее поколения на пище без него, и прекращение роста наступило только на пище из сухих пивных дрожжей в смеси с опилками (Haydak). Выведение бабочек удается также при кормлении пептонизованной цветочной пылью и собственными экскрементами гусениц, но развитие при этом идет несравненно медленнее; экскременты по содержанию воска близки к сотам; частичное развитие достигнуто также на совершенно чуждом материале — соломе, рисе, белом хлебе (Borchert). Далее обнаружены сильное липолитическое действие *ц е р а з ы* на оливковое масло (Pertzoff) и возможность переваривания ею воска в совершенно асептических условиях (Wollmann).¹ Добавление к воску казеина не увеличивает гусениц в весе, но прибавка дрожжей, с 56% в них белка, или пыльцы, с 15—40% белка, дает быстрый прирост; это наблюдение говорит в пользу присутствия витаминов (Козьмина). Неудачу выкармливания одним чистым воском объясняют недостатком в нем солей и витаминов (Buddenbrock).

Вопреки прежним указаниям, что реакции с *ц е р а з о й* *Galleria* *in vitro* вообще не идут (Метальников), оказывается, что эта липаза в экстракте из кишечника действует также на трибутирин, но не на мирицин как на смесь эфиров высших спиртов (Duspiva, Kraut); полученная из кишечного сока она обнаруживает оптимум pH в 9.3—9.6; по специфичности ее субстрата она похожа на панкреатическую липазу позвоночных и липазу *Helix* (Duspiva); но еще спорно, может ли *Galleria* только с нею переваривать воск; повидимому пока не ясно, могут ли насекомые вообще окислять жиры в отсутствии углеводов, что представляет очень важный вопрос (Roy). Активность *церазы* понижается с повышением температуры и изменяется от pH среды; фермент стоек по отношению к хинину и антисептикам, плохо сохраняется в глицерине и в чистом виде не получен; в общем он сходен с липазой крови млекопитающих (Fiessinger и Gajdos).

Таким образом, проблема *церазы* *Galleria* как среднекишечной липазы остается решенной не вполне, и получение ее в изолированном виде не осуществлено (Kueger); тем не менее переваривание и усвоение воска представляет неоспоримый факт, объяснение которого пока предположительно переносят на *церолитический* фермент, выделяемый, вероятно, гемоцитами гемолимфы (Метальников; § 83).²

§ 38. Переваривание хлорофилла и танина. — *Х л о р о ф и л л а з а* вместе с *т а н н а з о й*, *ф о с ф а т а з а м и* и *с у л ь ф а т а з а м и* также принадлежат к порядку эстераз-собственно. Весьма теоретически интересные процессы переваривания хлорофилла, равно как и других пигментов пищи, например каротинов, на насекомых почти не прослежены.

¹ Обратно, указывают, что по крайней мере начало распада компонентов воска зависит от деятельности кишечных бактерий (Dickman).

² Малая восковая огневка *Achroea grisella* также питается воском сотов; вывести ее удается также и на воске, вытопленном из ее же экскрементов, на пептонизованном цветке из ячей сотов и на кукольных шкурках пчел (Kupiske). Может быть аналогичный *церазе* фермент находится в жидкости, выбрасываемой из кишечника *Philaenus linealis*, содержащей воскообразное вещество, но не имеющей пищеварительного значения (Sulc; § 103).

По прежним данным (Biedermann, Poulton), хлорофилл в кишечнике растворяется и всасывается, а из него часто переносится в покровы тела; по более новым сведениям, ни хлорофиллы или его дериваты, ни каротины, ни другие пигменты растений, по крайней мере гусеницами бабочек, не перевариваются и не усваиваются, и предварительное извлечение хлорофилла и каротинов из пищи не отзывается на питании насекомого, так что, например, красный пигмент мекония имаго не есть дериват хлорофилла, а экскрет (Meyer).

С другой стороны, есть наблюдения, что в кишечнике гусеницы тутового шелкопряда хлорофилл частично разлагается, причем его дериваты — фитол и метоксил — может быть и используются организмом насекомого, а из экскрементов выделяется кристаллический дериват ф и л л о б о м б и ц и н; этот распад не идет до освобождения порфиринов, как это происходит у жвачных млекопитающих (Fischer и Hendschel); по другим данным, на том же объекте при переваривании хлорофилла происходит, главным образом, отщепление магния и фитола; от получающегося при этом филлоцианина отходит метилгруппа метоксила, заменяющегося водородом, что ведет к образованию филлотаонина, близкого к филлобомбицину; в образовании пигментов гемолимфы хлорофилл не участвует (Marchlewski и Urbanczyk). Несколько неожиданно наблюдение кишечного переваривания хлорофилла у уховертки *Forficula auricularia* (Biedermann), позволяющее подозревать наличие хлорофиллазы.

Интересны изменения хлорофилла, уже давно прослеженные на гусеницах *Vanessa*: сначала он превращается в хлорофиллан, затем в «красный пигмент», содержащий белок; этот пигмент обнаружен не только внутри клеток среднекишечного эпителия, но и в пищевой массе, что указывает на выделение эпителием переваривающего хлорофилл фермента (Linden); по мнению этой исследовательницы, красный пигмент представляет пищевой резерв, переносимый гемоцитами всюду и выделяемый вместе с экскретами — уратами — как обволакивающее их вещество; он тождествен с красным пигментом крыловых чешуй; он же, якобы участвует и в газообмене, являясь в таком случае пигментом и дыхательным; наконец, может быть установлена связь его с дериватами гемоглобина (Comas, Linden; § 73, 76).

Обратное перевариванию хлорофилла — его консервирование какими-то выделениями минирующих листья гусениц молей *Nepticula* и других — выражается в виде сохраняющихся зеленых островков на пожелтевших осенних листьях; появление таких островков ткани объяснялось (Traegårdh) их изоляцией через повреждение сосудистых пучков, которое якобы задерживает осенний уход веществ из листа в стебель; гораздо более вероятно выделение гусеницами консервирующего хлорофилл вещества (Талиев, Wood, Richter, Hering).

Что касается дубильных веществ — таннинов, также чрезвычайно часто входящих в состав растительной пищи, то они считаются не имеющими питательного значения и не входящими в общий обмен (Deegener; Grevillius); на их переваривание есть лишь одно указание для *Tortrix viridana*: в бокаловидных клетках кишечника ее гусениц описаны «белковые» кристаллы при кормлении ее именно богатым таннинами дубом; эти кристаллы получаются, несомненно, из пищи в результате уловления

таннина (Hollande); таннины якобы целиком выделяются в составе экскрементов, и их роль в обмене совершенно второстепенная, может быть связанная с пищеварением других веществ (Lagerheim).

§ 39. Окислительные ферменты. — Окислительные ферменты характеризуются переносом свободного или связанного кислорода на подвергающиеся окислению вещества и распадаются на несколько форм. Из кишечных оксидаз у *Tenebrio molitor* и гусениц в средней кишке обнаружены оксидазы типа тирозиназы и гваяковой пероксидазы (Biedermann); у прямокрылых дали положительные результаты на присутствие в кишечнике оксидаз гваяковая настойка, парадиаминобензол и α -нафтол (Bodine); каталаза, разлагающая перекись водорода, обнаружена в кишечнике таракана и в средней кишке пчелы, равно как и в задней, но в последней только в течение весенних месяцев (Зарин); в общих вытяжках из *Melolontha*, *Lytta*, комнатной мухи и кошенили также обнаружена гваяковая пероксидаза (Kobert). Прямое отношение к процессам пищеварения оксидазы вряд ли имеют; об их действии упомянуто в главах об усвоении, дыхании и гемолимфе.

§ 40. Образование и выделение ферментов пищеварения. — Действие ферментов специфично и ограничено; этим свойством объясняется их множественность и разнообразие. В исследовании процессов секреции среднекишечных ферментов естественно преобладают чисто физиологические и микрохимические методы, и на основании общераспространенного мнения о близости ферментов к белкам (§ 21) поиски их основаны преимущественно на белковых реакциях. В вопросах о месте выделения и способах образования разных ферментов среднекишечного сока у насекомых достоверно, по видимому, лишь то, что хотя в общем весь эпителий средней кишки является выделительным, но не все его клетки и области, разнообразные по структуре, оказываются секреторными; примеры подразделений средней кишки на функциональные области приведены в § 30. Большинство отмеченных подразделений основано, однако, только на гистологических картинах, в некоторых случаях напоминающих утверждения ряда морфологов, будто среднекишечный эпителий — происхождения эктодермального и нарастает в просвет средней кишки с концов передней и задней.

Кроме этих подразделений, с давних пор (Leydig), уже на всем пространстве, в эпителии средней кишки различены у насекомых цилиндрические и бокаловидные клетки; впоследствии они получили названия — первые «сфероциты», вторые «каликотиты» (Deegener); сфероцитам стала приписываться функция как выделения секрета, так и всасывания, каликотидам — единственно функция секреции, и секреции диффузионной; ныне такое выделение приходится признать спорным и вопрос о двух типах клеток осложнившимся.

Сперва признавали клетки только цилиндрические (Weismann, Verson, Raschke, Ковалевский, Фаусек, Bugnion, Караваев, Петрункевич, Leger и Duboscq, Anglas, Поярков, Pérez, Petersen, Biedermann, Linden, Jordan, Schimper, Paillot, Newcomer, Tietz), затем стали различать их двойственность (Schiemenz, Gehuchten, Henschen, Verson, Deegener, McDunnough, Haseman, Kawaguchi); наблюдения последних лет

не вносят решения в этот вопрос. Бокаловидные клетки несут глубокое полостеобразное вдавление (Henson) и особенно выражены у гусениц, поденок, веснянок, особенно у заднего конца кишки (Shinoda). Некоторые исследователи считают их за состарившиеся или покоящиеся цилиндрические клетки (Deegener, Shinoda), но оказывается, что оба типа представлены уже и у зародыша; например у гусениц *Galleria* и *Achroea* оба типа клеток дифференцируются и обособляются очень рано и имеют каждый свой ход развития, причем бокаловидные соответствуют клеткам железистым, и превращения одного типа в другой не бывает (Tchang-Yung-Tai), вместе с тем последние наблюдения все же не исключают возможности, что эти клетки уже израсходовавшиеся, ибо желток и пищевые обочочки к этому времени уже переварены (Shinoda). Приблизительно то же описано для тутового шелкопряда уже за три дня до выхода из яйца клетки дифференцированы на оба типа, при дегенерации от голодания один тип не переходит в другой и распределение обоих типов остается неизменным во все стадии личиночного развития (Kawaguchi), однако для гусениц крапивницы описываются три сорта клеток — цилиндрические, бокаловидные и промежуточные, причем последние служат якобы материалом при регенерации эпителия, первые две формы самостоятельны и не переходят одна в другую, хотя обе возникают из клеток промежуточных (Henson), для *Locusta danica* приводятся также два сорта клеток — выделяющих и всасывающих (Solfi). Обратно, по другим данным, все эпителиальные клетки средней кишки, по крайней мере у чешуекрылых, одновалентны или гомоморфны, причем цилиндрические и всасывают, и выделяют, а бокаловидные представляют стадию покоя цилиндрических (Shinoda). Наконец есть указания, что у гусениц *Pyrausta nubilalis* выделяют только цилиндрические клетки, бокаловидные же являются лишь видоизмененными после секреции цилиндрическими, существуют между ними и переходы, поэтому оба сорта клеток являются лишь выражениями физиологического их состояния (Buchmann).

Описаны также слизистые клетки у личинок *Dermestes* (Frenzel) и у гусениц *Deilephila euphorbiae*, причисляемые в последнем случае также к каликоцитам (Deegener); их мало, и значение их не ясно. Для гусениц тутового шелкопряда также описаны слизистые мукоидные клетки без переходов их к цилиндрическим; они дают якобы слизь, образующуюся внутри клеток в форме муцигена (Sun). По этому поводу уместно добавить, что слизи и слизиобразные вещества относятся у насекомых к числу редчайших и не вполне доказанных явлений.

В ядрах и плазме эпителиальных клеток средней кишки отмечены довольно разнообразные включения: то твердые гранулы, то жидкие вакуолы, бесцветные или окрашенные (Frenzel, Adlerz, Biedermann); доказательств, что это именно секреты, мало, и рассуждения обычно основаны на предположениях (Léger и Duboscq, Gehuchten); поэтому эти включения возможно считать и за отложения резервных питательных веществ (Biedermann). Описаны у жуков и прямокрылых продукты выделения, в образовании которых принимает значительное участие ядро. Это слизиобразные включения, то прозрачные, то наполненные окрашивающимися зернами и «зернами зимогенов и прозимогенов» (Marchal); принято говорить также и про гранулы «проэнзимов» или «проферментов», то есть еще не сформировавшихся и не активных ферментов; слизиобразные пузырьки, одни или вместе с переродившимися клетками, или с частями содержащих их клеток, выделяются и выбрасываются в полость кишечника и растворяются там в общей массе желудочного сока, в образовании которого они таким образом и участвуют (Duboscq и Léger, Adlerz).

Секреция связана или с полным израсходованием всего тела клетки, когда все ее содержимое превращается в секрет и, следовательно, клетка уничтожается — это голокринная секреция у жуков и прямокрылых (Shinoda), — или только с частичным превращением ее вещества в секрет при сохранении дальнейшей ее жизнедеятельности — мерокринная; но деление это не абсолютно, ибо между этими типами есть все переходы.¹ Указывают, что и мерокринная секреция не есть простое выделение, а также связана с разложением и отмиранием клетки (Henson). С другой стороны, разные способы секреции как-будто приурочены каждый к разным систематическим группам; так, у таракана в дивертикулах средней кишки клетки распадаются целым фронтом и превращаются в секрет голокринно; среди чешуекрылых у *Dictyoploca* и других образуются на них грибообразные протуберанцы — мерокринный способ (Shinoda, Kawaguchi).

Таким образом, цитологически секреторные клетки распадаются на два типа — морфостатический и морфокинетический; в первом они стойко удерживают свою структуру, во втором их структура подвергается сильным изменениям; при морфокинетической секреции различают четыре ее стадии: появление зерен у основания клетки, их набухание, передвижение к ее свободной поверхности и вакуолизацию, затем излияние содержимого клетки наружу и ее гибель (Hirsch).

Картина образования зернистости в ядре и ее выход в плазму через разрыв ядерной оболочки одними признается (Holtz), другими прямое участие в секреции ядра отрицается (Gehuchten), третьи (Schimmer) приписывают хроматолизу ядра главную роль при разрушении клеток кишечного эпителия, сопутствующем секреции. У *Nematus* (Holtz), *Acridium* (Hollande), личинок *Musca* (Buchmann) ядро выделяет зерна-хромидии, которые мигрируют к просвету кишки и дают вакуолы; у личинок *Rhagium* (Ekblom) и у таракана (Gresson) в ядре изменений нет, но митохондрии в базальной части клетки, повидимому, принимают участие в образовании секретов, которые затем, под влиянием гольджиева аппарата, появляются в форме гранул в области ядра, а гранулы превращаются в вакуолы, иногда сливающиеся в общую клеточную полость. Дальнейшее выделение секретов в виде пузырьков из протоплазмы клеток происходит или через разрыв стенки клетки после предварительного ее набухания, или через отщипывание набухшего ее участка (Gehuchten, Deegener, Wigglesworth), или в виде капель, проходящих сквозь исчерченный слой клетки (Buchmann), причем вслед за выделением таких протоплазматических протуберанцев наступают периоды покоя; подобные описания даны для *Pty-*

¹ Так, у пчелы оба типа наблюдаются совместно (Weil); у прямокрылых мерокринная секреция происходит при умеренном, но постоянном приеме пищи, а голокринная — при приеме пищи после голодания (Shinoda); у *Tabanus* (Cragg), *Dytiscus* (Blunck) клетки или выделяют только вакуолы, или же выбрасывают массу зернистой протоплазмы вместе с ядром; у блох (Faasch) и *Gallerucella* (Поярков) одни клетки изменяются очень мало, в то время как другие, рядом, совершенно разрушаются, выбрасывая свое содержимое в просвет кишки. Наконец, есомненные случаи, когда секреция совершается и без каких бы то ни было заметных изменений в клетках эпителия; таковы наблюдения над личинками комаров (Wigglesworth), *Chironomus* (Vignon), *Vespa* (Green), гусениц и других насекомых (Henson, Newcomer).

chopoda (Gehuchten), *Pyrausta* (Buchmann), *Chrysopa* (McDunnoug), *Galerucella* (Поярков), *Tabanus* (Cragg), *Glossina* (Wigglesworth), *Aphis* (Weber), *Calliphora* (Graham-Smith), *Hemiptera* (Poisson), или же просто мелкие шарики цитоплазмы выходят через исчерченный край клетки, например у гусениц *Deilephila* (Deegener), *Macrothylacia* (Heuschen) и других бабочек (Stober).

Многие из этих наблюдений сделаны на свежем и живом материале; тем не менее, насколько эти явления связаны с нормальным физиологическим процессом, не бесспорно: везикулярная секреция может быть вызвана искусственно, например просто путем вскрытия личинки *Chironomus* или давлением на нее (Vignon), или, у личинки пчелы, как результат фиксации (Павловский и Зарин, Petersen), то же у личинок комаров (Boissezon); у гусениц *Vanessa* «секреционные шары» являются может быть результатом распада клеток и вовсе не представляют выделительного процесса: они образуются только в очень крупных цилиндрических клетках и не раньше, как у второй фазы гусеницы (Henson); протуберанцы клеточной плазмы считаются иными наблюдателями (Vignon, Semichon, Petersen) также за искусственный продукт гистологической техники; вакуолы внутри клеток также могут быть продуктом не секреции, а всасывания (Buchmann).

Но едва ли такие объяснения приложимы во всех случаях (Jordan), ибо опыты со впрыскиванием конго и железа (Steudel) показали, что эта картина секреции, повидимому, верна; и вместе с тем вполне возможно, что гистологическая техника вызывает процессы, похожие на процессы нормальные (Steudel); так, иногда она открывает существование в о л и секреторной деятельности, идущих по кишке спереди назад после приема пищи, причем вакуолизация, набухание и разрыв клетки следуют в некотором порядке один за другим; таковы наблюдения над гусеницей *Deilephila* (Deegener) и тлей *Aphis* (Weber).

Из деталей цитологической картины можно указать следующие. В цилиндрических клетках, способных и на секрецию и на всасывание, при первой — митохондрии собираются в крупные группы, возвращаясь затем к исходному положению; при втором — наружная поверхность клетки деформируется, исчерченная кайма ее исчезает, митохондрии лежат базально, образуются вакуолы и включения (Sun), причем протоплазма становится вакуолизированной, а поверхность клетки неровной (Steudel). После выделения секрета у тутового шелкопряда протоплазма вакуолизуется в дистальной части, ядро уменьшается и смещается к основанию, исчерченная кайма получает разорванный вид, и пространство между нею и перитрофической оболочкой наполняется каплями секрета (Paillot). У пчелы секреция описывается следующим образом: или выделяются в виде секрета в процессе «пролиферации» настоящие мелкие клетки с ядрами, или образуются на поверхности клеток протуберанцы, отшнуровывающиеся затем в виде капель, или клетки полностью выходят из своего эпителиального ряда (Trappmann, Hertig). У первых личиночных фаз *Pyrausta nubilalis* секрет выделяется в виде протуберанцев, у более взрослых — в виде пузырьков, причем ядро участвует в секреции, а исчерченная кайма клетки нет (Buchmann). Цитологические проявления секреции и всасывания в средней кишке у *Notonecta* протекают аналогично (Богоявленский).

Весьма вероятно далее, что у многих насекомых важную роль в образовании или по крайней мере в освобождении пищеварительных ферментов

играют элементы, подвергающиеся частому и полному слущиванию при линьке эпителия (Biedermann). Так, у *Hydrophilus*, *Hydrobius* и некоторых *Lamellicornia* целые участки отслуживших клеток эпителия выбрасываются в полость кишки (Bizzozero, Rengel; § 47).

Вопрос о секреции ферментов дивертикулами средней кишки решается большинством авторов положительно; так, для черного таракана главным источником секреции ферментов, кроме слюнных желез, являются именно дивертикулы, в его средней кишке секреции меньше (Swingle); то же указывается для *Periplaneta australasiae* (Abbot).¹ Вообще якобы можно сказать, что чем больше у средней кишки железистых дивертикулов, тем меньше ее собственная выделительная функция (Buddenbrock). Строение эпителия дивертикулов признается либо одинаковым со строением эпителия средней кишки (Meckel, Milne Edwards, Gehuchten, Adlerz), либо несколько от него отличным (Graber, Plateau, Minot), например у кузнечиковых и саранчевых, причем на дне складок дивертикулов отмечены специальные скопления желез (Minot). По функции дивертикулы было принято (Burmeister, Hoppe Seyler, Krukenberg, Plateau) считать аналогами панкреатической железы, но одних гистологических доказательств для этого недостаточно. У *Carabidae* и *Dytiscidae* пищеварительное их значение несомненно (Sirodot), и впрыскиваниями солей железа секреция их, повидимому, доказана (Steudel). Но, несомненно, также вхождение в дивертикулы и пищевых масс; так, циркуляция пищевых жидкостей в двух слепых придатках личинок *Sciara* видна на этих прозрачных объектах непосредственно под микроскопом: осциллирующие токи жидкости, чередуясь, вливаются в придатки из средней кишки и выливаются из них в нее обратно (Packard). Отмечены также, у личинок *Thrixion*, ритмические сократительные движения эпителиальных клеток кишечника; эти движения имеют якобы целью периодическое выделение в полость кишки вырабатываемых этими клетками ферментов (Pantel).

В заключение в вопросе об обнаружении ферментов необходимо упомянуть, что одни из них — э к з о ф е р м е н т ы — легко изолируются из выделяющих их клеток в окружающее пространство; другие — э н д о ф е р м е н т ы или внутриклеточные ферменты — могут быть выделены из тела клетки лишь с трудом; поэтому цитологическое и физиологическое доказательства присутствия последних чрезвычайно затруднительны. Наконец, ненахождение ферментов во многих случаях может быть основано и на том, что они находятся в неактивной форме и что необходимы электролиты или водородные ионы, чтобы перевести их в активную, обнаруживаемую форму (Dirks). Вопрос об активаторах ферментов — к и н а з а х (Павлов), выводящих з и м о г е н н ы е формы из их недействительного состояния, на насекомых почти не затронут; по крайней мере ни активаторов протеазы, ни веществ, специально тормозящих действие ферментов,

¹ В эпителии дивертикулов у черного таракана можно одновременно усмотреть все переходы от нормальной клетки, заполненной зернами секрета, а также пищевыми включениями, до такой, содержимое которой нацело вылилось наружу, в полость кишки (Jordan).

у черного таракана не найдено (Schlottke). Выделение пищеварительного сока путем искусственного раздражения индукционными ударами, отмечено только для гусеницы тутового шелкопряда (Matsumura).

§ 41. Регуляция и координация ферментных действий. — На мысль об определенной координации в деятельности ферментов наводит прежде всего сам факт пространственного распределения их по кишечнику: в переднем его отделе действуют карбогидразы, в среднем вступают в работу протеазы и липазы, в заднем почти вся ферментная работа прекращается;¹ это пространственное распределение обуславливает и распределение во времени. У тлей, накормленных после длительной их голодовки, волны секреторной деятельности, идущие спереди назад по средней кишке, имеют как бы три фазы, включая отдых — паузу, и охватывают на каждом данном поперечном поясе кишки все его клетки синхронно (Weber; § 40).

Наблюдаемая всюду в животном мире закономерная последовательность действия ферментов проявляется в двух формах: или она происходит как следствие ряда, цепи ферментов, находящихся в разных отделах кишечника, но следующих один за другим по ходу пищи, или она совершается в единой смеси и массе пищи; однако в обоих случаях порядок действия оказывается единым; пепсиноза в кислой среде расщепляет природный, нативный белок, триптаза в щелочной среде в своей неактивной форме расщепляет пептоны и в активированной — нативные белки и пептоны; ди- и полипептидазы расщепляют ди- и полипептиды; эти реакции составляют цепь.² Топографическое, по вышеуказанной последовательности распределение звеньев этого цепного ферментного процесса существует у большинства животных, в том числе и у исследованных в этом направлении насекомых, но у некоторых из них расщепление питательных веществ идет и в единой пищевой массе и не имеет анатомо-топографической разграниченности. Сложный вопрос о способе осуществления последовательной смены действия на одну и ту же массу разных ферментов, из которых каждый действует на свой субстрат и требует своих условий этого действия и прежде всего условий pH, решается, повидимому, лишь тем допущением, что в ходе пищеварения последовательно изменяется во времени среда pH в пищевой смеси; это допущение подтверждается наблюдением над личинками *Chironomus*, у которых по мере продвижения пищи по кишечнику, то есть во времени, меняется реакция пищевой массы: pH последней в пищеводе равна 7—7.2, в мышечном желудке 6.2—6.7, в средней кишке 7.2—7.8 и в задней 6.0 (Kueger). Изменение знака реакции

¹ В некоторых случаях существует и более детальное распределение; так, у мушкетеры триптаза хотя и выделяется на всем протяжении средней кишки, но наиболее активной является в ее среднем отделе; пептидаза и амилаза выделяются, наоборот, только в этом последнем; у мухи *Calliphora erythrocephala* амилаза выделяется в слюнных железах и в переднем и заднем отделах средней кишки, инвертаза и мальтаза — только в этих последних, а триптаза и пептидаза — только в заднем (Wigglesworth; § 30).

² У черного таракана амилаза наиболее активна в передних отделах кишечника, протеаза — в передних и средних, дипептидаза — в задних; получается явная ферментная цепь (Schlottke).

пищеварительных соков может быть обусловлено также и действием самих питательных веществ, равно как и продуктов их расщепления, так что в акте пищеварения в единой пищеварительной смеси регуляторами могут оказаться и эти агенты.

Вопросы о химических взаимоотношениях между ферментами кишечника и о связанной с ними саморегуляции их действия и отделения у насекомых лишь отмечены, но не исследованы. И если для высших позвоночных установлены такие взаимоотношения, например между секретами желудка и поджелудочной железы (Лондон), при которых эта последняя стимулируется секретинном желудку, или между панкреатическим пищеварением и кишечным через образование энтерокиназы (Шеповальников), также через желчь и ее кислоты, или между химическим составом пищи и работой и составом панкреатического сока (Вальтер), то изучение всех этих явлений координации работы желез разных отделов кишечника для насекомых представляет дело будущего; пока же лишь делаются допущения, что вообще у беспозвоночных совместная работа ферментов, повидимому, лишь координирована между собой, а не субординирована одна другой, как у позвоночных (Jordan). И тем не менее и в этой области отмечены интересные факты; так, кроме общих указаний на то, что, например, голодание возбуждает секрецию у таракана (Steudel), у гусениц молочайного бражника (Deegener) и капустницы (Biedermann) и после их двухсуточного голодания наполненный ферментными выделениями кишечник представляет среду, уже вполне готовую для приема пищи; существуют частичные данные о том, что в мерокринной секреции эпителия средней кишки у личинок *Musca* и *Stomoxys* можно различить четыре фазы работы, в которой ядро играет выдающуюся роль, что секреторная работа отдельных клеток ритмична, но всего эпителия непрерывна, ибо она у отдельных клеток не синхронна, а хаотична; исключением является состояние секреции при голодании, когда функция всего органа, то есть средней кишки и ее дивертикулов, является ритмичной (Buchmann).

Что касается механизма возбуждения у насекомых самого секреторного пищеварительного аппарата, начиная с желез слюнных и кончая ректальными, возбуждения нервного и гуморального, то в этом направлении нет прямых исследований и наблюдений; а между тем ввиду того, что процессы пищеварения в их совокупной сложности протекают с определенной последовательностью и в зависимости от внешних условий, нельзя не допустить существования и специальной секреторной иннервации и рефлекторных актов по типу безусловного, а вероятно и условного рефлексов; на их существование указывают хотя бы факты монофагии и опыты кормления несъедобным материалом с прибавкой обычных разре-

¹ В параллель сказанному можно привести у насекомых только одно наблюдение, именно: у жуков *Gnaptor* и *Necrophorus* «секрет» мальпигиевых сосудов, повидимому, активирует ферменты средней кишки; после перерезки сосудов эпителий средней кишки прекращает секреторную деятельность, а секрет начинают выделять клетки крипт и тотчас затем дегенерируют; секрет мальпигиевых сосудов как бы регулирует секреторную деятельность кишечника (Gorka).

шающих рефлекс вкусовых веществ (Verschaffelt, Lagerheim), которые описаны в § 12.¹

§ 42. Регуляция пищеварения у пчелы. — Выдающимися по значению и теоретическому интересу фактами регуляции и координации пищеварительного процесса — регуляции, несомненно, через нервную систему — являются весьма сложные и в то же время быстро сменяющиеся процессы пищеварения в средней кишке у рабочих особей домашней пчелы при выкармливании ими личинок. Процессы выделения ими различной пищи для разных личинок и в разные моменты их развития стоят в очевидной связи с инстинктами пчел, а вероятно, и произвольны; во всяком случае регуляция состава выделяемого личиночного корма несомненна. Фактическая сторона дела заключается в том, что все потомство матки в улье выкармливается одними и теми же рабочими,² но эти рабочие выкармливают личинок будущих маток, трутней и рабочих разное; по выражению пчеловодов, трутней и рабочих «молочком», маток «царской кашкой» (§ 25).

Сперва предполагалось, что вся личиночная пища есть секрет средней кишки рабочей пчелы, смешанной с переваренной или с полупереваренной пыльцой и изливаемой в соты актом вроде рвоты (Leuckart), или просто пища рабочей, подвергаясь некоторому перевариванию (Berlepsch); затем роль выделяющих эту пищу органов стали приписывать глоточным слюнным железам (Leuckart, Vogel, Fischer, Dzierson, Schiemenz, Langer, Zander, Snodgrass); обратно, последующие работы (Leuckart, Schoenfeld, Planta, Kuestenmacher, частично Koehler) доказали справедливость первого взгляда и обнаружили следующие факты. «Молочко» для личинок рабочих и трутней до четвертого дня не содержит цветня — он переварен, содержит много азотистых веществ от 53.4 до 55.9% и немного глюкозы — от 9.5 до 18%; после четвертого дня в нем появляется непереваренный цветень и сильно повышается содержание глюкозы — от 38.5 до 44.9%; жиров за все время выкормки немного — от 3.7 до 11.9%, но все же у трутней больше; «царская кашка» для маток за все время выкормки не содержит непереваренного цветня, включает много жиров — до 13.5% и 20.3% глюкозы (Planta). Таким образом за первые четыре дня все личинки без различия получают пищу богатую белками; с четвертого дня личинки трутней и рабочих получают белков гораздо меньше, но много углеводов, и трутни — жиров больше, чем рабочие (табл. 6).

¹ Косвенным доказательством существования химической регуляции процессов пищеварения могут служить факты отсутствия переваривания личинок некоторых комаров (*Dover*) и мушек *Phoridae* (Schmitz), живущих в пищеварительной жидкости *Nepenthes* и других насекомоядных растений, содержащей протеазы; эти факты сходны с отсутствием самопереваривания стенок самих органов пищеварения.

² Дальнейшие соображения несколько не согласуются с указаниями на то, что как-будто существует специализация пчел-кормилиц по возрастам личинок: кормлением личинок старшего возраста от 4½ до 5½ дня заняты молодые пчелы в возрасте от 3 до 5 дней, а кормлением личинок младшего возраста заняты кормилицы в возрасте от 6 до 13 дней (Roesch); приблизительно те же числа дают и другие наблюдения (Перепелова); для личинок трутней и рабочих специализации кормления не отмечено.

Таблица 6

	Матки в среднем	Трутни			Рабочие		
		до 4 дней	после 4 дней	в среднем	до 4 дней	после 4 дней	в среднем
Белков	45.14	55.91	31.67	43.79	53.38	27.87	40.62
Жиров	13.55	11.90	4.74	8.32	8.38	3.69	6.03
Глюкозы	20.39	9.57	38.49	24.03	18.09	44.93	31.51

В эти числа вносятся поправки; так, жиров молодые личинки рабочих получают якобы до четырех дней 23.3%, а такие же личинки трутней—24.23 (Koehler); точно так же сахаров первые получают 15.7%, а вторые 14.9% (Koehler). Далее, пища личинки матки состоит, в процентах, из: 30.62 белков, 15.22 жиров и 14.05 сахаров (Appler). Следовательно, состав пищи у трутней и рабочих этими поправками соблюдается. При искусственном кормлении углеводами личинки выживают дольше всего на сахарозе и обнаруживают присутствие инвертазы, мальтазы, меллицтазы, трегалазы и лактазы при полном отсутствии амилазы (Bertholf). «Молочко» обнаруживает сильно кислую реакцию и содержит 4.06% золы, то есть в десять раз более чем в меде и в четыре раза более чем в теле пчелы; реакция говорит в пользу его происхождения из глоточных желез. Личинка матки питается только им; что касается личинок рабочих и трутней, то после четырех дней их жизни наступает дифференцировка в составе их пищи через прибавление меда и цветня (Koehler, Snodgrass и другие).

Это разнообразие выделений средней кишки, приуроченное к разным временам развития разных личинок, и указывает на существование точной регуляции секреторных и пищеварительных процессов у рабочей пчелы;¹ при этом нервная регуляция работы четырехстворчатого клапана между зобом и средней кишкой, открывающегося как «внутренний» или «желудочный рот» (§ 29) в моменты отрывания пищи при кормлении личинок, не подлежит, конечно, сомнению.² Чрезвычайно интересен в связи с обрисованным разнообразием кишечной деятельности рабочей пчелы факт присутствия в средней кишке и трутня и матки пчелиной семьи того же самого набора ферментов, которые обнаружены и в средней кишке рабочей (Зарин). Наконец нельзя оставить без внимания резкого факта воздействия питания на строение и форму организма, факта, полученного при этих исследованиях: переноса личинок рабочих в маточники, особенно личинок

¹ Для полной выкормки личинки, от яйца до запечатания ячеек, требуется за 8 дней ее развития не менее 10 000 визитов пчел-кормилиц (Nelson, Sturtevant и Zineburg). При отсутствии дифференцировки среди кормилиц и при постоянстве состава получаемой от них разными личинками пищи это число также говорит в пользу кормления отрываемой полупереваренной пищей и в пользу быстрой регуляции ее состава. После второго дня между кормилицей и личинкой наступает, вероятно, трофаллаксис (Lineburg, Nelson, Sturtevant).

² Сложный вопрос о регуляции пищеварения у пчелы-кормилицы еще более осложняется этим предположением о трофаллакисе. Остается добавить для сравнения чисел, что источником белка пчелиной пищи является пыльца; пыльца с *Corylus* содержит, в процентах: белка 30.06, тростникового сахара 14.70, крахмала 6.26, жирных кислот 4.20, воскообразных веществ 3.76, смолообразных веществ 8.41, клетчатки 3.02, золы 3.81, воды 9.15 (Planta); в корзине рабочей пчелы пыльца смачивается и скрепляется или медом, или секретом желез дна корзины.

рабочих от полудневного до полуторадневного возрастов, можно получить из них полных маток; личинки рабочих возрастом от трех до пяти дней при этом переносе дают переходы между обеими формами.

§ 43. Зависимость набора и количества ферментов от пищевого режима. — К той же области координации ферментных действий относятся различия в количестве и активности пищеварительных ферментов у насекомых разного пищевого режима; так, например, у плотоядных *Dytiscus* и *Hydrophilus* протеазы в шесть и даже двенадцать раз сильнее, чем у вегетарианцев *Melolontha*, *Polyphylla* (табл. 7), и, обратно, содержание липазы гораздо выше у этих последних, чем у *Dytiscus*, равно как и амилазы и инвертазы; кишечник навозника *Geotrupes*, получающего в пищу лишь остатки уже подвергшихся перевариванию жиров, очень беден липазой (Boupioure). Вообще соответствие набора ферментов и их активности с пищевым режимом признается весьма совершенным, и наблюдаемая адаптация организма в этом отношении считается полной. У всеядных насекомых, например у таракана, набор ферментов действительно наиболее обширен (Swingle, Wigglesworth).¹

Таблица 7

	Протеаза	Липаза	Амилаза	Инвертаза
<i>Dytiscus marginalis</i> , хищник . . .	12.0	5.6	10.0	0.66
<i>Hydrophilus piceus</i> , полифаг . . .	6.1	10.7	56.07	62.55
<i>Geotrupes silvaticus</i> , копрофаг . .	4.8	6.0	43.60	34.30
<i>Melolontha melolontha</i> , фитофаг .	1.0	37.2	38.7	12.4
<i>Polyphylla fullo</i> , фитофаг	0.0	33.5	49.1	11.5

У многоядных личинок комаров *Aedes aegypti* и *Culex quinquefasciatus* найдены амилаза, инвертаза, ксиланаза, протеаза, расщепляющая яичный белок и желатину в щелочной среде, и липазы (Hippman). У растение- и растительноядных форм преобладают карбогидразы; таков набор у *Tenebrio* (Biedermann), растениеядных прямокрылых (Schlottke, Castelnovo), жуков (Boupioure), гусениц (Shinoda, Stober), хотя в нем иногда амилаза и отсутствует, например у *Popillia* и *Laspeyresia* (Swingle), у некоторых пород тутового шелкопряда (Shinoda) и у пчелы (Evenius, Павловский и Зарин).² У нектарофилов преобладает инвертаза (Stober). Она впервые появляется в слюнных железах пчелы, когда пчела приступает к сбору нектара или, собственно, она лишь сильно увеличивается в количестве, ибо существует в средней кишке уже и у новорожденной пчелы (Козьмина и Комаров). Плотоядные и трупоядные жуки обладают силь-

¹ Однако экспериментального приспособления набора ферментов к составу пищи даже после восьминедельного специального кормления, у черного таракана обнаружить было нельзя (Schlottke); не обнаружено прямого приспособления его к составу предлагаемого корма у видов *Carabidae* и *Silphidae*; наоборот, получено неожиданное появление лихеназы у *Phosphuga* после кормления этого жука моллюсками и исчезновение дипептидазы у *Blitophaga* после кормления ее съедью *Aegopodium* (Mueller).

² Однако у чисто растениеядного картофельного жука *Leptinotarsa decemlineata* обнаружены в средней кишке амилаза, инвертаза, лактаза, липаза и разного типа протеазы (Fink); у такого же вегетарианца *Dixippus morosus* в передней кишке обнаружены липазы и триптаза, в средней и задней — липазы, амилаза, инвертаза и триптаза (Castelnovo).

ными протеазами и липазами (Boupiouge): у хищных жукелиц протеазы необычайно активны, карбогидразы отсутствуют почти совершенно, кроме очень слабой амилазы, липаза слаба; однако у зерноядной жукелицы *Pseudophonus* амилазы много (Schlottke). Среди прямокрылых протеазы и липазы развиты преимущественно у хищных *Decticus*, и в то же время у растительноядных *Stenobothrus* очень активны карбогидразы, с лихенозой включительно (Schlottke). У кровососов резко преобладают протеазы; у чистых кровососов *Glossina* отмечены триптаза и пептидаза и только очень слабая амилаза, вероятно также внутриклеточная гликогеназа; у *Calliphora*, наоборот, весьма активны амилаза и инвертаза и очень слаба протеаза (Wigglesworth). У *Chrysops* и протеаза и карбогидразы обнаружены вместе (Schlottke). У кровососущих самок *Anopheles* среднекишечная протеаза несравненно активнее, чем у самцов, не принимающих крови (Ягужнская) и не использующих, следовательно, протеаз при питании. У паразитной личинки желудочного свода *Gastrophilus equi* слюнные железы дают протеазу, действующую исключительно и только на молоко, но не на казеин, фибрин или желатин; средняя кишка дает амилазу, протеазы и липазы; в гемолимфе находится рядом с сильно редуцирующими веществами гликогеназа; поэтому более чем вероятно, что эта личинка не питается кровью хозяина, а заглатывает содержимое его желудка (Roy). Насекомые, питающиеся каким-нибудь необычайным веществом, производят и соответствующий ему фермент, таковы *Galleria* (§ 37) или *Tineola* (§ 32); там, где режим очень ограничен, там и набор ферментов мал.

В результате перечисленных наблюдений высказывается распространенное обобщение, что набор пищеварительных ферментов предпрещается режимом.¹

Различия в ферментном наборе, соответственные режиму, особенно ясны при метаморфозе; однако проблема регуляции ферментных действий за время метаморфоза вызвала не много работ. Для чешуекрылых отмечено, что сравнительно обширный набор ферментов у их гусениц беднеет по мере их превращения: инулиназа их исчезает при окуклинии, лактаза исчезает при линьках, амилаза и мальтаза падают в количестве, и у бабочек остается только инвертаза в слюне и в средней кишке, причем у них впервые появляется гликогеназа (Straus, Stober, Swingle, Norris); при этом у линяющих гусениц ферменты часто даже вовсе исчезают или трудно доказуемы (Straus); у тех же бабочек, которые не питаются вовсе и имеют лишь редуцированные ротовые части, например *Dicranura* и *Porthetria*, ферменты в кишечнике и вообще отсутствуют (Stober). В табл. 8 приводятся колебания содержания главнейших ферментов по фазам развития у ручейника *Limnophilus flavicornis* (Rocques). Для пчелы отмечено отсутствие инвертазы поздней осенью и зимой, когда пчела подкармливается только медом, содержащим преимущественно инвертированный сахар и лишь малое количество сахарозы; инвертаза появляется во время посещения нектароносных цветов (Зарин); следовательно, отсутствие фермента не указывает на совершенную невозможность его появления при других условиях питания. У личинок *Lucilia*, питающихся мясом, в средней кишке активны протеазы и липаза, карбогидразы же отсутствуют кроме крайне

¹ Однако не лишено вероятия допущение, что общее, суммарное сходство набора ферментов у насекомых различных режимов, растительноядных и плотоядных, получается просто вследствие грубого и недостаточного подразделения ферментов при их исследовании — лишь на общие группы протеаз, липаз и карбогидраз, без дальнейшей их спецификации для каждого данного случая (Уваров).

Таблица 8

Ферменты у <i>Limnophilus flavicornis</i> , по Rocques	Амилаза	Инвертаза	Протеаза
Молодые личинки	0.5	0.0	4.0
Зрелые личинки	1.1	0.7	8.0
Молодые куколки	0.4	1.5	2.0
Старые куколки	0.6	2.3	4.5
Имаго	1.6	2.3	10.0

слабой амилазы в слюне (Hobson); у взрослой же мухи протеаза слаба, но амилаза активна и в слюне и в средней кишке, а инвертаза и мальтаза выделяются в средней кишке (Wigglesworth). Таким образом, муха *Calliphora*, с ее питанием на сахаристых веществах, представляет контраст с кровососом *Glossina*, у которой очень активна среднекишечная протеаза, а карбогидразы отсутствуют, кроме очень слабой амилазы в средней кишке (Wigglesworth). И в то же время мухи *Chrysops*, питающиеся и кровью и нектаром, занимают среднее место: у них активны протеаза и инвертаза вместе со слабой амилазой в средней кишке.

Весьма вероятно вообще, что фермент возникает в организме лишь тогда, когда в нем наступает надобность, и что отсутствие его еще не означает, что организм вообще не может его вырабатывать.

По вопросу о желчеобразных выделениях только немногие из прежних исследователей допускали присутствие у насекомых продуктов, характерных для печени позвоночных; так, был якобы обнаружен в теле насекомых холестерол (Sirodot); мальпигиевы сосуды считались за мочевой и одновременно желчеотделительный орган (Bernard); с другой стороны, также давно (Plateau и Frenzel) отрицались всякие продукты печеночного выделения у насекомых; остаются, может быть, лишь попытки доказать нахождение у некоторых насекомых якобы желчных кислот в средней кишке, на основании петтенкоферовой реакции, и желчных пигментов в гемолимфе *Coccinella*, на основании спектроскопического ее рассмотрения (Porta); впрочем, данные последнего автора и его методика сомнительны (Jordan, Schulz). С другой стороны, так называемый «красный пигмент ванесс», описанный в эпителии средней кишки, на крыльях и в меконии крапивницы (§ 38) и представляющий продукт переваривания хлорофилла, оказался близким к уробилину или гидробилирубину, то есть к одному из желчных пигментов (Linden); но, конечно, этот пигмент представляет продукт переваривания хлорофилла, а не производное организма, не продукт его секреции, так что обнаружение его не позволяет признать у насекомых существования какой-либо печеночной функции.

§ 44. Функции перитрофических оболочек. — Существование перитрофических, облегающих пищевую массу оболочек представляет одну из самых характерных особенностей в процессе пищеварения и всасывания у насекомых. Эти оболочки прикреплены к стенке кишечника

на уровне входного в среднюю кишку клапана — *cardia* — и свободно висят в виде цилиндра, вставленного в просвет всего кишечного канала и облегающего пищевые массы (Lyonet). Вопрос о строении и составе перитрофических оболочек, имеющих в переднем своем отделе, у *proventriculus*, воронкообразный вид, решается разное; принимаются два типа их строения и образования (Wigglesworth, Aubertot, Paillot). Первый тип развит у прямокрылых вообще, в частности у палочников (*Castelnuovo*) и саранчевых (Davis), затем у поденок (Dehn), стрекоз (Voinov), гусениц (Tchang-Yung-Tai, Vignon),¹ в частности у тутового шелкопряда (Tahir, Paillot), некоторых жуков (Vignon, Dehn, Aubertot), пчелы (Павловский и Зарин), ос *Vespa* (Green) и их личинок (Rengel); в этом типе оболочки состоят из параллельных и концентрических мембран, отдельных или неплотно связанных одна с другой и образующихся путем периодического (Platania, Berretta) отслаивания тонких листков от эпителиальной поверхности — рабдория — средней кишки на всем ее протяжении и несущих иногда с наружной стороны полигональный рисунок из очертаний клеток, от которых она отслоилась (Dehn); иногда, например у *Aeschna* (Voinov) и пчелы (Павловский и Зарин, Whitcomb и Wilson), листки несут с собой части исчерченного края клеток, хотя их и нельзя счесть просто за отслоившийся рабдорий, ибо они содержат хитин, которого в нем нет (Dehn); у личинок пчелы и ос за сутки отслаиваются по крайней мере шесть таких листков (Rengel), а так как у этих насекомых кишка сзади замкнута, то ее содержимое оказывается заключенным в большое число таких оболочек; у личинок *Aeschna*² даже при полном голодании отслаиваются ежедневно два описанных перитрофических листка (Aubertot). В этом, вероятно примитивном типе перитрофическая оболочка образуется как результат конденсации неопределенных секретов эпителия средней кишки на поверхности пищевой массы и может состоять из нескольких слоев, по видимому хитинизованных (Dehn); она отслаивается на всем протяжении средней кишки кроме ее самого переднего конца.

Второй тип развит у личинок и имаго двукрылых (Wigglesworth, Paillot), уховертков (Cuénot, Wigglesworth), термитов (Montalenti, Platania)

¹ Детали образования оболочки у гусениц *Galleria* и *Achroea* описываются следующим образом: на поверхности исчерченной каймы — р а б д о р и я — клеток лежит «апикальная» перепонка, кутикулярной природы и иногда хитинизованная; она дифференцируется одновременно с каймой из цитоплазмы, а отторгаясь от каймы и попадая в просвет кишки, представляет перитрофическую оболочку (Tchang-lyng-Tai); если так, то перитрофическая оболочка есть или отпавшая клеточная кайма, или специальный секрет всего эпителия средней кишки (Trappmann, Snodgrass, Павловский).

² Над образованием перитрофической оболочки у этих личинок сделаны следующие наблюдения: после удаления мышечного желудка в средней кишке образуется, через отслоение от эпителия тонких мембран и наложение их одной на другую, перитрофический мешок вокруг пищевой массы; он имеет форму и длину средней кишки, замкнут на ее заднем конце и периодически выбрасывается через прямую кишку наружу; ректальное дыхание этим не затрудняется; такой же процесс совершается и при голодании; таким образом, средняя кишка оказывается всегда выстланной перитрофической оболочкой, и грубые частицы пищи не имеют доступа к среднекишечному эпителию (Aubertot).

и вообще у форм с развитым мышечным желудком (Aubertot); оболочка в этом типе состоит из одного однообразного слоя, выделяемого в вязком виде группой железистых клеток у передней границы средней кишки; вязкая масса проходит через кольцевую щелевидную складку между пищеводным впячением и средней кишкой и затвердевает, образуя гомогенную трубку; эта формирующая щелевидная складка описана для *Ptychoptera* (Gehuchten, Vignon), *Chironomus* (Vignon), комаров¹ и вообще *Nematocera* (Wigglesworth), личинок *Eristalis* (Aubertot), имаго *Glossina* (Wigglesworth), *Calliphora* (Graham-Smith); у этих насекомых средняя кишка дает наружную стенку щелевидной складки, внутренняя же ее стенка представлена пищеводным впячением; кольцевидные мышцы складки прессуют оболочку, а продольные продвигают ее вперед; наружная стенка впячения часто несет ряды шипиков, тянущих оболочку вперед и назад; у мух продвижение ее назад осуществляется, вероятно, перистальтикой кишечника (Graham-Smith); у голодающих личинок *Eristalis* оболочка выделяется со скоростью 6 мм в час (Aubertot). Перитрофическая оболочка второго типа имеет один диаметр по всей длине и, конечно, не входит в дивертикулы, как, например, у личинок мух и комаров, а перекрывает их мостообразно (Wigglesworth). Можно думать, что у *Polistes* (Pérez), шмелей и пчелы (Wigglesworth) перитрофическая оболочка имеет двойное происхождение, по обоим типам, и что могут якобы существовать и типы между ними промежуточные (Aubertot).

В вопросе о природе вещества перитрофической оболочки мнения различны: по одним, она состоит из хитина (Schneider, Мечников, Dehn, Platania, Berretta, Campbell, Solfi) или из хитина в смеси с белковыми веществами (Wigglesworth);² по другим, она представляет продукт слизеобразных выделений слюнных желез (Pagenstecher) или желез мышечного желудка (Gehuchten), или эпителиальных клеток у его основания (Wigglesworth), или желез средней кишки (Plateau, Balbiani, Henneguy) и выделяется специальными клетками у переднего конца ее (Verson, Cuénot, Chatton, Evenius); или она состоит из слизистых продуктов, выделяемых этими клетками (Berlese, Platania); или вообще богата белковыми веществами, без следа хитина (Petersen); или представляет собой вообще сложный продукт распада клеток передней части средней кишки (Холодковский)

¹ У личинок *Anopheles*, *Culex* и *Stegomyia* она выделяется поясом специальных клеток на границе мышечного желудка и средней кишки и выдавливается в виде плечатой трубки кольцеобразным мышечным прессом из продольных и поперечных мышечных волокон, которые выполняют эту работу вместе с функцией proventriculus как кардиального сфинктера (Wigglesworth). У личинок пчелы и *Aeschna* пресса нет, и выделение оболочки распространено на большие участки эпителия (Wigglesworth). У термитов оболочка образуется также через секрецию клеток у кольца кардиального клапана и оканчивается в задней кишке, где эпителий последней снабжен крючками и иглами (Montalenti). Наконец, у личинок поденок, несмотря на то, что они лишены перитрофической оболочки, комки их экскрементов все же окружены какой-то тонкой перепонкой (Pickles).

² У термита *Reticulitermes lucifugus* оболочка окрашивается кармином, тионином и толудиновой синью; поэтому, вероятно, она состоит из нескольких веществ (Platania).

и состоит из слущившихся клеток (Voinov), причем слущиваются именно клеточные поверхности «хитинообразной» консистенции, например у муравьев, ос (Adlerz, Schiemenz, Biedermann), дающие в результате трубку слоистую, с заключенными между слоями клетками, и не перевариваемую ни пепсином, ни едким кали даже при нагревании (Jordan). Далее существует мнение, что передний, воронкообразный отдел перитрофической оболочки представляет собой образование, отдельное от нижеследующих ее частей и состоит из хитина только он (Deegener). Наконец, указывается (Караваев), что перитрофическая оболочка у муравья *Lasius* представляет «желатинозную» трубку, а у *Gryllotalpa* в виде трубки из «хитиновых» пластин проходит через всю среднюю кишку до задней и имеет щели, сообщающие ее полость с полостью кишки; едва ли это последнее образование сравнимо с перитрофическими оболочками других насекомых (Jordan).

Вообще у грызущих насекомых трубковидная перитрофическая оболочка проходит вдоль всего кишечника вплоть до анального отверстия и постоянно нарастает, например у личинки *Eristalis* со скоростью 6 мм в час (Aubertot). В задней кишке она облекает комки экскрементов, а кутикула кишки часто несет направленные остриями назад шипики, которыми при перистальтике и стягивает оболочку назад; у *Muscidae* существует сложный «ректальный клапан», разделяющий заднюю кишку на два участка, также несущий шипики и представляющий сфинктер с сильными мышцами; при каждом своем движении он стягивает перитрофическую оболочку назад (Graham-Smith); то же производят, повидимому, и ректальные сосочки, несущие шипики, у мух: они стягивают оболочку к анальному отверстию (Berlese) или разрывают ее на куски, прежде чем она будет выброшена (Engel). У личинок комаров перитрофическая оболочка иногда торчит из анального отверстия в виде целой пустой трубки, равной по длине личинке (Wigglesworth); по другим данным, она в прямой кишке может растворяться (Mueller, Hoare).

Главное значение перитрофических оболочек, по мнению большинства исследователей, состоит в предохранении эпителия средней кишки, лишенного хитиновой кутикулы, от непосредственного соприкосновения с пищевыми массами. Действительно, присутствие оболочек характерно для насекомых, питающихся грубой и твердой, трудно перевариваемой пищей (Packard); а переднекишечные железы насекомых не выделяют слизи, и, следовательно, пищевой комок не смазывается ею и трение его о стенки кишечника не понижается; тем не менее перитрофические оболочки отмечены и у сосущих форм с их жидкой и легко переваримой пищей (Jordan). Во всяком случае, однако, едва ли подлежит сомнению, что перитрофические оболочки прежде всего служат охраной нежного железистого эпителия кишечника и, вероятно, соответствуют той слизи, которая обволакивает пищевые массы у позвоночных и заменяют ее (Wigglesworth); впрочем есть указания, что и слизь якобы также выделяется у насекомых и обволакивает пищевой комок (Mingazzini).¹

¹ Этот вывод значительно подкрепляется тем, что у всех сосущих полужесткокрылых, бабочек и многих кровососов перитрофическая оболочка, повидимому, отсутствует.

Затем несомненно, что перитрофические оболочки противодействуют проникновению микробов и паразитических протистов внутрь эпителиальной оболочки кишечника (Chatton); так, при заражении гусеницы тутового шелкопряда флашерией оболочки утолщаются в десять и даже четырнадцать раз больше нормы и переполнены микробами. У медоносной пчелы они препятствуют зернам пыльцы проникать в клетки крипт средней кишки (Frenzel).¹

К этим двум функциям оболочки присоединяется ее возможное значение как диализующей перепонки (Berlese, Chatton): благодаря разнице осмотических давлений, по мере переваривания пищи растворимые продукты пищеварения из полости оболочки центробежно проходят сквозь нее, как через диализатор, и собираются в кольцевом пространстве между нею и стенкой кишки, и в то же время пищеварительные соки с ферментами, выделяемыми эпителием кишки, центростремительно просачиваются сквозь нее к пищевым массам (Berlese, Gehuchten); в результате получается отделение от пищевых жидкостей продуктов пищеварения и ток их, направленный к всасывающей поверхности кишечника, а в пространстве между перитрофической оболочкой и эпителием средней кишки происходит внеклеточное пищеварение, предшествующее внутриклеточному (Boissezon).

Проницаемость перитрофической оболочки фактически наблюдается для гемоглобина и его дериватов при переваривании крови у мух *Glossina* (Wigglesworth) и для некоторых красок, причем у разных насекомых даже для одних и тех же красок она различна и стоит, вероятно, в связи с родом пищи (Montalenti, Platania). Во всяком случае при пробах проницаемости оболочки путем окрашивания пищи у *Dixippus* (Castelnuovo), термитов (Montalenti), пчелы, гусениц *Vanessa* и у *Calliphora* (Dehn) оказалось, что только краски с очень крупными коллоидными частицами, вроде берлинской лазури или конго-рот, задерживаются ею; поэтому оболочка служит как бы ультрафильтром; пищеварительные же ферменты и продукты их действия проходят через нее беспрепятственно (Dehn, Wigglesworth);² поры ее у *Apis*, *Vanessa*, *Calliphora*, *Termes* и *Dixippus* различны по величине (Castelnuovo).

Наконец, перитрофическую оболочку у пчелы, рыхлую и губчатую, считают местом накопления среднекишечных ферментов, действие которых благодаря ей удлиняется

(Wigglesworth); ее нет также у плотоядных жуков и *Dytiscidae*, у которых клетки эпителия средней кишки при секреции голокринного типа совершенно распадаются; ее нет и у медведки, у которой средняя кишка очень коротка и покрыта вплоть до задней четвертью тонкими хитиновыми пластинками, спускающимися с заднего края пищеводного впячивания (Ciénot). С другой стороны, неожиданно, что ее нет также у муравьев (Dehn) и у личинок *Anthrenus* с их грубой пищей (Moebusz).

¹ Данные по циклу трипанозом в кишечнике *Glossina* осложняют эту картину: эти паразиты первые три дня после заражения размножаются внутри перитрофической оболочки, но затем достигают ее заднего, свободного конца, выходят наружу, пересекаются снова вперед и успевают к шестому или восьмому дню занять всю среднюю, а также и заднюю кишку уже снаружи от оболочки; повидимому, у *Glossina* перед новым приемом пищи оболочка не обновляется полностью; однако при каждом приеме пищи спереди, у *proventriculus*, образуется новый ее участок, а вся она смещается назад и разрушается ровно на такой же отрезок в задней кишке (Hoare).

² По другим авторам, среднекишечный сок с его секретами поднимается к переднему концу средней кишки и там изливается через свободный передний край перитрофической оболочки на пищевые массы (Verson).

во времени и компенсирует, таким образом, сравнительную короткость кишечника (Павловский).

В заключение нельзя не признать, что все перечисленные функции перитрофических оболочек остаются только предположительными и что весьма возможно оболочки у разных насекомых не являются, в сущности, одинаковыми ни морфологически, ни физиологически (Jordan). Полезно отметить, что если перитрофическая оболочка *Hemiptera*, слепней, блох, бабочек, вшей, может быть, исчезла вторично вследствие их жидкой пищи, то она обнаружена у других кровососов — *Glossina* (Graham-Smith) и комаров (Ягужинская).

§ 45. Значение линек кишечного эпителия. — Весьма своеобразны периодические линьки, претерпеваемые кишечником, ввиду смены не только его хитиновой кутикулы, но и всей эпителиальной выстилки. По наблюдениям над *Hydrophilus* (Frenzel), *Tenebrio* (Biedermann) и другими жуками (Newcomer), эпителий всей средней кишки подвергается частым периодическим линькам (у *Hydrophilus* через каждые 36 часов), причем весь старый эпителий слущивается и заменяется новообразовавшимся; аналогичные явления наблюдаются у многих насекомых либо во время метаморфоза, либо в имагинальной стадии.

У жука *Epilachna indica* сбрасывание среднекишечного эпителия описывается происходящим целыми слоями (Pradhan). У *Thysanura* при каждой линьке и у *Vanessa* при окуклинии эпителий сбрасывается целиком (Henson). У гусеницы тутового шелкопряда в средней кишке описываются далеко идущие гистологические изменения после сбрасывания эпителия (Paillot). Отслоившиеся и сброшенные клетки образуют длинный жгут, иногда называемый «желтым телом»; вместе с отработавшими клетками часто выбрасываются многочисленные гregarии (Rengel, Léger, Duboscq); у саранчевых наблюдаются сходные явления, которые, может быть, стоят в связи с общей линькой покрова (Kuenckel d'Herculais).

Периодическое восстановление сброшенного эпителия наичаще описывается в виде нарастания нового эпителия из так называемых «к р и п т» в нем (Bizzozzero, Rengel, Deegener), содержащих гнезда мелких, «молодых» клеток и имеющих вид небольших дивертикулов, например у *Hydrophilidae*, лишенных секреторной функции,¹ хотя и обладающих некоторое время даже своей полостью. Впрочем такие замещающие «эмбриональные» клетки бывают также разбросаны в отдельности по всей кишке, например у бабочек и мух, или лежат группами-гнездами, например у прямокрылых, стрекоз, веснянок; в только что упомянутые более или менее крупные крипты они собраны преимущественно у жуков; у *Dytiscus* все эти три типа появляются в виде последовательных стадий развития (Blunck).

По мере отмирания израсходовавшихся клеток свежие заменяют их (Frenzel, Hollande) или в форме постоянного процесса, идущего непрерывно, например у *Galleria* (Tchang-Yung-Tai), *Vanessa* (Henson), *Popillia* (Ludwig и Abercrombie), или в форме замены, наступающей ритмически,

¹ Крипты считались (Bizzozzero, Sirodot) и считаются (Павловский и Зарин) также за железы, хотя против этого возражают другие (Evenius, Shinoda).

например у жуков с голокринной секрецией и у тараканов (Gresson). Так, у некоторых насекомых среднекишечный эпителий обновляется вполне при каждой линьке, например у *Thysanura*, *Collembola*, *Galleria* (Tchang-Yung-Tai), *Psychoda* (Haseman), термитов (Weyer), *Dermestes* и *Anthrenus* (Moebusz); у других же полная замена его совершается только при окуклинии, при сбрасывании названного желтого тела, например у *Vanessa* (Henson), *Popillia* (Ludwig и Abercrombie), *Ptinus* и других жуков (Man-sour). Имагинальный эпителий образуется или из замещающих клеток, или из групп интерстициальных клеток в местах соединения средней кишки с передней и задней;¹ у личинок *Calliphora* средняя кишка при окуклинии разрушается совершенно, и ее содержимое попадает в полость тела (Pérez). У гусениц тутового шелкопряда описывается периодическое обновление среднекишечного эпителия путем вхождения в эпителий молодых клеток, развивающихся из клеток «материнских», причем каждый тип клеток образуется из своих материнских производителей (Kawaguchi). Заднекишечный эпителий *Nepa cinerea* регенерирует через amitotическое деление его клеток; в последних содержатся, внутри и вне ядра, многочисленные белковые кристаллоиды (Poisson).

Регенерация эпителия из неспециализированных клеток крипт происходит преимущественно там, где секреция более или менее разрушает клетки Shinoda), и может происходить, например у гусениц *Pyrausta nubilalis*, совершенно непрерывно и постепенно, а не периодически (Buchmann). С другой стороны, описывается у гусениц *Achroea* и *Galleria* связь между линьками покровов и линьками и регенерацией эпителия: в промежутках между линьками покровов происходят частичные линьки среднекишечного эпителия, а одновременно с линьками покровов — эпителиальные линьки общие (Tchang-Yung-Tai); эти наблюдения более или менее совпадают с наблюдениями на тутовом шелкопряде (Verson). Сбрасывание и возобновление среднекишечного эпителия у всех каст термита *Microtermes* совпадают во времени с каждой из линек; этот процесс не объясним чисто механически, в нем явно участие сил обмена и роста (Weyer). Не понятны также частичные линьки и замещения эпителиальных клеток средней кишки, наблюдаемые у зрелого зародыша в яйце *Galleria*, следовательно до принятия им пищи (Tchang-Yung-Tai).¹

Во всяком случае реставрация железистого эпителия имеет результатом освобождение свежей его поверхности для секреции ею ферментов (Biedermann). Вместе с тем весьма вероятно, что все только что описанные явления направлены, в частности, на дезинфекцию кишечника и на за-

¹ У личинок комаров будущие имагинальные, нефункционирующие клетки среднекишечного эпителия малы и лежат между крупными функционирующими клетками непосредственно на *membrana progia*; метаморфоз их наступает до куколочной стадии: личиночный эпителий дегенерирует, а имагинальные клетки развиваются и размножаются (Samtleben).

² Связь линьки кишечного эпителия с образованием перитрофической оболочки указана в §46 (Tchang-Yung-Tai). Неожиданным образом факт эпителиальной линьки отрицается для личинок мух *Rhyphus* и *Mycetobia* (Mueller).

щиту его от чрезмерного размножения в нем эндопаразитов; таким же средством защиты кишечника от вторжения посторонних организмов служат, очевидно, и фагоциты, встречаемые часто в оболочках кишечника и в соединительной около него ткани (Cuénot, Léger, Duboscq).

Заднекишечное пищеварение

§ 46. Ферментное пищеварение в задней кишке. — Задняя кишка отделена от средней п и л о р и ч е с к и м сфинктером; когда он закрыт, она получает свое содержимое только из мальпигиевых сосудов; нормально сфинктер время от времени открывается, и содержимое средней кишки поступает в нее обычно в виде жидкой кашицы. За исключением покрывающей эпителий задней кишки хитиновой выстилки гистологическая картина его строения в общем та же, что и в кишке средней, хотя клетки его крупнее и чаще несут вертикальную исчерченность на свободном их крае; покрывающая эпителий кутикула тоньше, чем в кишке передней, и, в отличие от последней, легко проницаема для воды (Eidmann, Gorka, Abbot); к заднему концу кишки клетки становятся еще крупнее и располагаются в шесть продольных складок — р е к т а л ь н ы е ж е л е з ы; складки эти представляют, вероятно, способ увеличения поверхности кишки (Chun).

Несмотря на ясное морфологическое подразделение и нередко весьма выраженные отделы в виде тонкой, толстой и прямой кишек, задняя кишка в физиологическом отношении оказывается мало дифференцированной, и все данные довольно согласно говорят за то, что главной ее функцией во всех ее отделах является лишь скопление и концентрация неиспользованных остатков пищевых масс и выделение их, равно как и продуктов выделения мальпигиевых сосудов, наружу; в ней не обнаружено резких процессов изменения пищи после ее обработки ферментами средней кишки, равно как не открыто и ферментов.

Из определенных наблюдений над присутствием ферментов в задней кишке можно указать следующие. Для задней кишки взрослой пчелы указывается нахождение следов амилазы, гликогеназы, инвертазы, липазы и каталазы (Evenius, Павловский и Зарин), но это нахождение может быть обусловлено попаданием этих ферментов из средней кишки. Для задней кишки *Calotermes* указывается амилаза и инвертаза (Montalenti). Слабая протеаза типа трипазы в задней кишке обнаружена у *Tettigonia*, *Decticus*, *Stenobothrus*; аминополипептидаза — у *Tettigonia* (Schlottke). Остатков амилазы или протеазы, столь сильных в средней кишке черного таракана, в задней кишке обнаружить уже нельзя (Schlottke). В задней кишке *Dixippus* указаны липаза, амилаза и триптаза (Castelnovo); в задней кишке *Carabidae* по сравнению с передней содержание их незначительно и только у *Pterostichus niger* ферментные процессы развиты в задней кишке сильнее, чем в средней; при экстраинтестинальном пищеварении сила ферментов та же, что и в средней кишке (Mueller). Наконец, указано присутствие у мух-вещицы *Glossina* тромбазы типа киназы (Lester и Lloyd).¹

¹ Из других исследований некоторые физиологические над тараканами (Swingle) и гистологические над *Notonecta* (Богоявленский) и *Culex* (Boissezon) совершенно отрицают ферментное пищеварение в задней кишке, равно как и пищеварение бактериальное у пластинчатоусых жуков и *Cossus* (Ripper); некоторые, наоборот, приписывают «бро-

Пищеварение собственно может считаться в средней кишке законченным; в пользу этого заключения говорит также и тот факт, что у личинок многих перепончатокрылых, например пчелы до пятого или шестого дня жизни (Zander, Straus, Evenius), у кукулообразных двукрылых, у некоторых сетчатокрылых, например у *Myrmeleonidae*, средняя кишка оканчивается сзади слепо, совершенно отделена от кишки задней и, следовательно, задняя кишка вовсе не участвует в пищеварении и может обладать лишь выводной функцией, так как в нее же впадают и органы выделения — мальпигиевы сосуды.¹ Этот контраст бедности пищеварительного процесса у насекомых в кишке задней в сравнении с его богатым развитием в кишке средней, поставленный в связь с указанным выше обычно резким анатомическим расчленением их задней кишки на *ileum*, *colum* и *rectum*, с разницей в строении эпителия и мышечных оболочек этих отделов, с существованием между ними клапанов и нахождением в *ileum* кубического эпителия при отсутствии его в *colum*, — этот контраст все же заставляет некоторых думать о секреции (Plateau) или о разнице процессов в этих обособленных отделах кишечника. Одни (Фаусек) из общих гистологических соображений высказываются за пищеварительное значение задней кишки; другие (Павловский) находят в эпителии тонкой кишки пчелы железистый характер; третьи (Steudel) в опытах со впрыскиванием конго в полость тела *Periplaneta* доказывают чуждость в *colum* секретов, которые ясно приподнимают хитиновую выстилку клеток. Наконец, у личинок некоторых пластинчатых жуков хитиновая выстилка задней кишки несет на себе шипы, снабженные порами и могущие якобы пропускать секреты и всасывать (Mingazzini); у майских жуков, однако, этих пор нет (Steudel); у *Gnaptor* из жуков и у некоторых *Homoptera* задняя кишка образует весьма сложные спиральные и другие изгибы, наводящие на мысль о развитой, хотя и неизвестной ее функции (Gorka). В общем указаний на секрецию в задней кишке мало; наоборот, указания на процессы всасывания в ней все увеличиваются (§§ 53—55).

Слепые придатки задней кишки, кроме их абсорбирующего действия (§ 54), являются иногда, например у *Dytiscus*, местами выделения или может быть только скопления своеобразных пахучих жидкостей; такая жидкость у *Dytiscus*, с запахом сероводорода и содержащая мочевые конкременты, выбрасывается жуком в момент опасности (Plateau); прежде думали (Dufour), что этот дивертикул содержит газ и служит чем-то вроде плавательного пузыря.

§ 47. Функции ректальных желез. — Отправления ректальных желез, расположенных в концевом отделе прямой кишки, пока совершенно не ясны;

«дильным камерам» (Buchner) толстой кишки главную роль при пищеварении: у личинки *Celonia* в этой камере идет бактериальное переваривание клетчатки (Werner); оно же происходит в сильно увеличенной задней кишке личинки жука-носорога и *Osmoderma*; в ней ее кислой средой активируется протеаза, бездеятельная в щелочной среде кишки средней (Wiedemann; см. главу о симбиотических явлениях).

¹ После вывода наружу экскрементов средняя кишка может снова отшнуровываться от задней (Evenius).

то приписывалось им выделительное значение (Холодковский) с экскрецией мочевой кислоты (Lowne) или дыхательное (Vallé), причем даже отвергалась их железистая природа (Minot); то считали их местом всасывания (Chun, Berlese, Павловский) или это значение отрицалось (Minot); то за ними признавалось значение затворов, задерживающих переработанные пищевые массы перед дефекацией (Fernald, Berlese) или значение механических выталкивателей экскрементов (Jordan); то лишь приписывается им «общее секреторное» значение (Тонкова); то описывается выделение ими секретов, например у пчелы (Trappmann), и именно у пчелы выделение каталазы (Павловский и Зарин); не лишено вероятия предположение, что сильно развитой эпителий ректальных желез является местом поглощения воды из экскрементов до их выделения наружу (Wigglesworth); у блох, возможно, они имеют дыхательное значение (Faasch). Наконец за ними попросту отрицается всякое физиологическое значение (Graber, Abbot, Barri).

И рядом с этим не лишне упомянуть: что у блох и двукрылых ректальные железы образуют крупные конические сосочки (Barri, Graham-Smith), что у чешуекрылых они несут многочисленные выросты из двух или трех крупных клиновидных клеток (Bordas), что покрывающая их кутикула особенно тонка, например у *Syricta* (Krueger) и у *Carabus*, у которых она измеряется всего в полтора, а вообще в прямой кишке в три микрона (Вопицке), что ректальные железы всегда обильно снабжены трахеями, — все это указывает на высокое напряжение в них общего обмена (Chun).

Ректальные железы отсутствуют у жуков и, вероятно, у полужесткокрылых. Наконец, указывают, что они гомологичны дыхательным ректальным жабрам стрекоз.¹

Особые формы пищеварения

§ 48. Внекишечное или экстраинтестинальное пищеварение.—Кишечное пищеварение является по своей сути внетканевым и внеклеточным, за ним следует усвоение — внутритканевое и внутриклеточное, а перед ним мыслимо и наблюдается пищеварение внекишечное, или **экстраинтестинальное**. Под этим термином подразумевается обработка пищевых веществ пищеварительными соками вне кишечника и даже вне тела, причем эти соки выделяются наружу. Своеобразные явления переваривания пищи или добычи при помощи инъекции пищеварительных соков из кишечника хищника в тело добычи наблюдаются прежде всего на личинках *Dytiscus*, а также *Acilius*, *Hydrobius*, *Colymbetes*, *Cybister* (Nagel, Portier); пищеварительная жидкость у них впрыскивается в тело жертвы при помощи острых кривых жвал с «каналами» внутри,² вонза-

¹ У *Phryganea grandis* найдены якобы образования, связующие ректальные железы с ректальными жабрами (Chun); но у личинок *Libellula* и *Aeschna* существуют одновременно и ректальные жабры и железы (Фаусек).

² Каналы представляют собою, собственно, глубокие желоба почти отшнуровавшиеся от внутренней поверхности жвал.

емых в добычу; реакция жидкости нейтральная или слабо щелочная; переваривающее действие по характеру триптическое и необычайно сильное: мышцы и другие органы добычи разжижаются в несколько минут, и хищнику остается лишь всосать получившийся бульон, от жертвы же остается пустая шкурка; ротовое отверстие таких личинок всегда закрыто челюстями и верхней и нижней губой, и всасываемая жидкая пища попадает в кишечник через «каналы» в жвалах, которые открываются отверстиями около их вершин, несколько отступя от них, а сообщение пищевода с ними устанавливается только при открытых жвалах.

Тотчас же как добыча схвачена, а ею бывают преимущественно прозрачные водные личинки двукрылых, сразу же темная жидкость из отверстий жвал заливает полость тела жертвы, которая немедленно умирает; ткани ее быстро меняют вид: жировое тело расплывается в жидкость с мелкими зернами; после этого хищник всасывает жидкость: образуются внутри тела жертвы токи обратные, к крючкам челюстей; инъекция повторяется, за ней следует новое всасывание, и органы добычи растворяются совершенно; личинка *Dytiscus* переваривает таким образом и искусственную пищу, например желток или мясо, завернутое в тонкую резиновую перепонку; присутствие водонепроницаемой оболочки необходимо, чтобы пищеварение вне тела происходило нормально; прожорливость личинки *Dytiscus* обыкновенно очень велика, и она высасывает добычу или искусственную пищу, пока не увеличится в весе на 60% и не начнет тонуть; тогда у нее развивается рвота, и заглоченная жидкость выбрасывается обратно из отверстий у концов жвал, а иногда и у их основания, но не через рот, который остается неизменно закрытым; эта асфиктическая рвота позволяет насекомому всплыть к поверхности для дыхания (Portier).

Местом выделения пищеварительной жидкости являются не слюнные (Nagel), а среднекишечные железы (Portier), и секрет их скопляется в промежутке между приемами пищи в крупном слепом придатке задней кишки; при захвате добычи его содержимое прожимается при помощи антиперистальтических движений до выводных отверстий у жвал.¹

Весьма вероятно, судя по сходству в устройстве рта и челюстей, что личинки *Myrmeleon*, *Chrysopa* и *Hemerobius* питаются таким же образом, хотя крючья сосательного аппарата личинок *Myrmeleon* и *Osmylus* образованы комбинацией из жвал и челюстей (Brauer, Dewitz); сок жертвы направляется в рот хищника по желобам на внутренней поверхности жвал, прикрытым тонкими стилетами челюстей. Для личинок *Scymnus*, высасывающих тлей, описана та же картина, что и для *Dytiscus* (Lemoine).

Личинка *Hydrophilus caraboides* также переваривает добычу вне тела, но лишена «трубчатых» жвал *Dytiscus* и потому, пережевывая пищу и обливая ее при этом снаружи пептонизирующим соком кишечника, должна выставлять голову с добычей из воды, выбираясь на какую-нибудь травинку, чтобы вода не смыла пищеварительного сока (Portier, Павловский). Личинки *Lampyrus* переваривают поедаемых ими улиток также экстраинтестинально: после нескольких, вероятно ядовитых, укусов в глазные

¹ Впрочем, по мнению других (Bordas), этот слепой придаток задней кишки скорее играет роль гидростатического аппарата или резервуара защитной вонючей жидкости, или просто места скопления экскрементов.

выросты улитки последняя умирает через 4—8 часов, а жук изливает на нее кишечный секрет (Vogel); то же, повидимому, надо сказать и о пищеварении у личинок и имаго *Phosphuga atrata*, питающихся также улитками (Heymons и Lengerken). Далее, личинки и имаго *Carabus* также размягчают и переваривают свою мясную пищу экстраинтестинально: они мнут ее жвалами и челюстями и одновременно изливают на нее секрет средней кишки, всасывая затем продукты такого разминания и частичного переваривания в жидком или полужидком виде, — в желудке не оказывается ни куска мяса (Jordan); отрыгаемая при этом процессе жидкость происходит, повидимому, из более крупных дивертикулов средней кишки, секрет же из более мелких идет на пищеварение внутрикишечное — интраинтестинальное; отрыгаемому секрету присуще и ядовитое, наркотизирующее добычу действие (Lengerken); при жевании пищи у *Carabus* вход в среднюю кишку закрыт клапаном мышечного желудка (Jordan). У личинок *Calosoma* происходят, повидимому, те же процессы; у личинок *Cicindelidae* отрыгаемый среднекишечный сок богат триптазой и обнаруживает рН в 6.2—6.4; на кожу человека и обезьян при искусственно наносимых укусах он не действует (Wigglesworth). Вообще, может быть, экстраинтестинальное пищеварение у хищных жуков связано с отсутствием у них слюнных желез (Lengerken).

Из прочих случаев внекишечного пищеварения указывают на следующие. Личинка *Mormoniella*, живущая эктопаразитически между стенкой пупария и куколкой мухи, переваривает ткани последней экстраинтестинально (Cousin). Личинка *Pseudagenia* изливает на жертву — паука — пищевую жидкость, растворяющую не только белки, но и хитин (Ramme). Личинки *Cryptochaetum* из *Agromyzidae* (Thorpe) и другие] эндопаразиты не содержат в кишечнике никаких твердых частиц своих жертв. Личинки муравьев и осы *Belonogaster* выпускают изо рта сильно протеолитические жидкости, несколько сладкого вкуса, жадно поглощаемые их кормилицами; такой трофаллаксис является, может быть, основой социального образа жизни (Wheeler). Личинки *Syrphus pyrastris* экстраинтестинально высасывают тлей (Lengerken); хищные клопы, например *Troilus*, якобы растворяют выпускаемыми жидкостями кутикулу покровов жертвы (Weber).

Размягчение и прогрызы в коконах при выходе из них имаго представляет специальный случай внекишечного переваривания; у бабочки тутового шелкопряда в выделяемой ею жидкости при выходе из куколки обнаружена очень активная протеаза, растворяющая серициновый слой шелковой нити (Honda; § 26). Бабочка *Dicranura* выпускает в этом же случае сильно щелочную жидкость, содержащую до 1.4% едкого кали, повидимому из кишечника (Latter; § 26).

Может быть к категории случаев экстраинтестинального пищеварения позволительно отнести также случаи сложного переваривания пищи, которое наблюдается на личинках *Lucilia* и других мясных мух; эти личинки вызывают в зараженном ими мясе как бы его разжижение и вообще сильно ускоряют его разложение; была высказана мысль, что это разжижение вызывается секретом, выделяемым личинками и обладающим сильными,

переваривающими белок свойствами (Fabre); но обнаружилось, что роль секретов, если они и выделяются, оказывается второстепенной или даже отсутствующей: вытяжка из личинок *Lucilia caesar* или из их кишечника не переваривает ни белков, ни крахмала, ни жиров (Guyénot), и вся работа переваривания падает на бактерии (Богданов, Guyénot); впрочем и наоборот, есть указания, что протеазы выделяются личинками *Lucilia* и *Calliphora* и остаются в их экскрементах, обуславливая разжижение мяса также и в отсутствии бактерий (Hobson, Wollmann).

Подобные процессы наружной подготовки пищи перед ее заглатыванием распространены широко и при питании растительной пищей; так, выступают наружу капли слюны изо рта таракана (Wigglesworth), из хоботка бабочек и мух (Biedermann, Stober); более чем вероятно экстраинтестинальная обработка пищи у тлей и других растениеядных *Hemiptera*: если внутрь служащих им пищей растений впрыскивается слюна, которая часто вызывает патологические наросты, галлы или расстройства питания растений, то может быть, эта инъекция имеет также результатом и растворение, при помощи соответствующих карбогидраз, клетчатки оболочек клеток и переваривание в них зерен крахмала (Bugnion, Kuenckel d'Herculais, Biedermann); указывают, наконец, что живущие под корой личинки *Miastor* также экстраинтестинально растворяют древесину (Springer), а имаго жука *Blitophaga atrata* — ткани листа (Heymons, Lengerken и Bayer). Хищные клопы *Phymata pensylvanica* хватают жертву клешневидными передними ногами и погружают в нее хобот без выбора места; затем содержимое жертвы переваривается внекишечно и высасывается (Balduf).

В область экстраинтестинального питания следует отнести, наконец, своеобразный процесс потребления организмом самки семенной жидкости и сперматозоидов самца, описанный для клопов под названием «гипергамеза» (Berlese; § 10); по этому автору, лишь самая малая часть вводимого при совокуплении семени идет на оплодотворение, наибольшая же его масса или поглощается эпителиальными клетками половых путей, или же выходит из полости общего яйцевода в полость тела и попадает в массивную капсулу из амебoidных клеток с эпителиальной оболочкой, лежащую с правой стороны тела на уровне шестого и седьмого брюшных стернитов — в «сумку Berlese», где как бы переваривается; амебoidные клетки сумки — «сперматофаги» — активно захватывают сперматозоидов, а продукты их переваривания поглощаются жировым телом; гипергамеза якобы представляет собой дополнительное азотистое питание самки во время созревания ее яиц и образования их желтка (Berlese, Ribaga, Carazzi).

§ 49. Парентеральное или осмотическое питание. — Мысль о парентеральном или осмотическом питании через наружные покровы тела, подобном таковому у внутриполостных паразитных червей, возникает и при наблюдении над эндопаразитными личинками насекомых, погруженными в гемолимфу своих хозяев; тело их оказывается омываемым жидкой пищевой массой, и всасывание ее наружными покровами кажется весьма вероятным. По поводу пищеварения эндопаразитных личинок перепончатокрылых считалось даже, что они не разрушают и не заглатывают тканей хозяина, а поглощают только его гемолимфу (Ratzeburg); но это

не точно: на живых личинках *Ichneumonidae* непосредственно видно (Seurat), как они разрывают жвалами жировое тело хозяина и заглатывают его куски. Тем не менее более чем вероятно, что самые молодые фазы личинок питаются все-таки одной полостной жидкостью хозяина и может быть даже эндосмотически, впитывая ее всею поверхностью тела при постоянно закрытом рте, — таковы личинки *Strepsiptera* (Насонов), молодые фазы *Tachinidae*, например *Thrixion* (Pantel), перепончатокрылых, например *Cryptochaetum* (Thorpe). Может быть «хвостовые» придатки многих эндопаразитов, в частности «концевые пузыри» личинок *Braconidae*, являются выражением увеличения поверхности тела для принятия растворенных солей и пищи; у *Cryptochaetum* проницаемость этих придатков для воды и солей аналогична таковой у личинок комаров (Thorpe); точных данных, однако, по всему этому вопросу нет.

Кроме эндопаразитов, парентеральное всасывание пищи можно предполагать также у личинок и куколок живородящих насекомых (Buddenbrock), но данных в подтверждение этого также нет.

Что касается возможности (Puetter) парентерального, осмотического принятия покровами тела растворенной пищи из окружающей воды у водных животных, то это явление на насекомых не наблюдается сколько-нибудь достоверно, и возможность его считается незначительной (Krogh), хотя оно и допустимо для водных личинок, например комаров, после фактов, сообщенных Беклемишевым, в особенности после того как в воде озер констатировано достаточное количество растворенного органического пищевого материала (Birge и Juday); несомненным же является поступление в тело из воды через покровы одних хлоридов (Lenz).

§ 50. Внутриклеточное или интрацеллюлярное пищеварение. — Основной формой пищеварения является активное принятие пищевых веществ извне внутрь пищеварительных полостей и физическая и химическая обработка их в этих полостях агентами, выделяемыми организмом в эти полости; это — полостной внеклеточный тип пищеварения; несравненно менее изучен внутриклеточный его тип; впрочем и при этом типе обработки пищевой массы, называемом «контактным», а также «фагоцитозом», пищеварение происходит, собственно и все-таки, вне протоплазмы клетки и без непосредственного контакта с нею, а в пищеварительных вакуолях — микрополостях в теле клетки.

Что касается фагоцитного заглатывания клетками среднекишечного эпителия частиц или капель пищи, то наблюдений в этом направлении мало: с одной стороны, указываются факты прямого внедрения даже эритроцитов заглоченной крови, у кровососущих мух, в клетки эпителия (Frenzel); с другой стороны, на жигалке и домашней мухе подобные фагоцитные явления совершенно отрицаются (Buchmann); на другие примеры сделаны указания в § 53. Под понятие о внутриклеточном или интраплазматическом пищеварении в организме вполне подходят явления заглатывания и переваривания пищевых частиц свободными клетками гемолимфы — явления фагоцитоза. Вместе с тем фагоцитоз с его интрацеллюлярным и интраплаз-

матическим перевариванием клетками, способными передвигаться, является, рядом со всасыванием, и вторым способом транспорта пищевых веществ по телу; описание этих явлений дано в §§ 71, 86, 130.

Всасывание

§ 51. Вводные положения. — Процессы всасывания и секреции в кишечнике противоположны между собой по направлению движения веществ и в то же время параллельны по их значению и работе участвующих в них клеток; направление тока жидкостей при секреции происходит наружу тела, при всасывании внутрь его; при секреции происходит выбор веществ из тканей тела и вынос их на работающую наружную поверхность, при всасывании — выбор веществ из пищи и перенос их через полостные жидкости внутрь тканей; и в то же время сецернирующие железы вырабатывают из веществ тела продукт новый, направленный на определенную цель. Всасывание и секрецию иногда рассматривают лишь как фазы пищеварительного процесса: фаза работы — это секреция, фаза покоя — всасывание; всасывание бывает приурочено и к совершенно не специализированным клеткам, в то время как выделяющие клетки всегда специализованы (Jordan). Тело животного при непрерывном обмене веществ в его жидкостях и клетках, совершающемся именно в силу разницы осмотических давлений, разделено на бесконечное число отделов — органов — перепонками, пропускающими сквозь себя частицы лишь до определенной их величины и непр пропускающими их величины большей; так, стенки кишечника не пропускают грубых коллоидов пищи — белков, крахмала, и поэтому огромные частицы последних должны быть предварительно разбиты на более мелкие, чтобы проникнуть внутрь тела; в этом состоит одна из задач пищеварения (§ 16). С другой стороны, тело само состоит из углеводов, жиров, белков, находящихся при известных условиях в коллоидном состоянии; следовательно, в цитоплазме необходимо предположить непрерывную смену коллоидных форм и состояний; например, вследствие того, что коллоидные растворы почти не имеют осмотического давления, клетка при излишней концентрации в ней сахара уменьшает его давление, превратив его в коллоидный полисахарид — гликоген или крахмал.

Всасывание в организм как физический процесс предполагает прежде всего наличие в его жидкостях осмотического градиента, а затем преград между ними в виде проницаемых для них перепонок. Поэтому главным фактором передвижения веществ между содержимым кишечника и гемолимфой полости тела, затем между гемолимфой и тканевыми жидкостями и, наконец, между тканевыми жидкостями и клетками — фактором, регулирующим все процессы всасывания в кишечнике, является осмотическое давление этих жидкостей и величина его градиента от одной среды к другой. Несравненно более сложным условием передвижения жидкостей является природа разделяющих их перепонок; эти перепонки — стенки органов — сложно построены и, главное, живы; поэтому в общем процессе всасывания участвуют еще и свойства живой

протоплазмы этих стенок. Строение протоплазмы можно грубо сравнить со смесью из более плотных масс белков с более жидким раствором их, от раниченной от окружающего пространства слоем, богатым липоидами — клеточной оболочкой, полупроницаемой и состоящей, вероятно, также из белков, пропитанных холестерином и жирами у животных или клетчаткой у растений; более чем вероятно, что между протоплазмой и ядром существует второй полунепроницаемый слой (Словцов). На основании всего этого всасывание переваренных в кишечнике веществ рассматривается в его основе как активный физиологический процесс, происходящий в результате деятельности клеток кишечного эпителия; он опирается на ряд процессов физико-химического порядка, которые определяют проницаемость тканей как преград, и в значительной мере зависит от физико-химических условий, из которых главными являются: растворимость и концентрация всасываемого вещества в жидкости кишечника, рН последней, поверхностная активность всасываемого вещества, его воздействие на набухание коллоидов кишечной стенки и степень этого воздействия, растворимость всасываемого вещества в клеточных липоидах и, наконец, степень ионизации, увеличивающей проницаемость вещества.

Для кишечного всасывания у животных вообще, в том числе и у насекомых, характерны следующие моменты: во-первых, поллярная направленность тока веществ, нормально всегда из кишечника в полость тела; во-вторых, нередкое всасывание из кишечника изотонических по отношению к полостной жидкости растворов, следовательно в отсутствии осмотического градиента или даже против него, то есть в сторону меньшей концентрации; в-третьих, и р е ц и п р о к н а я проходимость, при которой стенка кишечника пропускает сквозь себя некоторые вещества в одном направлении сильнее, чем в ему обратном; в-четвертых, и з б и р а т е л ь н а я проницаемость, при которой из смеси всасываемых веществ предпочтительно и независимо от осмотического градиента всасывается лишь определенное вещество; в-пятых, повышение потребления кислорода и увеличение теплообразования; и наконец, указанные выше биохимические внутриклеточные процессы, наичаще в виде синтеза новых жиров и фосфоризирования углеводов и жиров, то есть образование фосфатидов (§ 119). Все эти и подобные им факты говорят за то, что стенка кишечника и ее эпителий должны рассматриваться как собрание живых клеток, сложнейшая деятельность которых обуславливает активную перестановку физических частиц (Hoeber, Cohnheim, Reid, Heidenhain), причем эти частицы могут достигать 0.1 микрона, то есть размера частиц полукolloидных и коллоидных (Weber).

Соображение, что наружный, поверхностный слой плазмы всасывающих клеток, как, повидимому, и цитоплазмы вообще, пропитан липоидами (Overton) не помогает разъяснению трудностей потому, что подлежащие всасыванию продукты пищеварения обычно растворимы в воде, а не в липоидах, хотя вещества, растворимые в липоидах, например спирты, всасываются несравненно быстрее веществ, в них не растворимых, каковы сахар, соли (Hoeber). Гистологических описаний активного захвата эпителиальными клетками пищевых частиц, их обработки в цитоплазме, внутриклеточного усвоения

и дальнейшего транспорта добыто достаточно, но удовлетворительного физиологического объяснения этих явлений не дано. Остается объяснить интимный механизм всасывания еще пока неизученными внутриклеточными силами; осмотические свойства жидкостей и особенно диализующие свойства перепонки исследованы на насекомых очень мало.

§ 52. Продукты пищеварения. — Точных исследований продуктов пищеварения, подвергающихся всасыванию, для насекомых пока нет; но, исходя из данных физиологии позвоночных и опираясь на установленные уже значительные аналогии между процессами пищеварения у них и у насекомых, можно со значительной степенью доверия ожидать: что и у насекомых углеводы, последовательно гидролизуюсь, дают из исходных продуктов — крахмала и вероятно клетчатки — декстрины и мальтозу, ряд моносахаридов, могущих всасываться, равно как и сбраживаться далее до спиртов, углекислоты и воды бактериями; что жиры дают жирные кислоты и глицерин, которые под влиянием бактерий окисляются дальше; что белковые вещества дают через альбумозы и пептоны полипептиды и аминокислоты, которые под влиянием бактерий могут разлагаться далее на жирные кислоты, углекислоту, аммиак, сероводород, и что, в конечном результате пищеварения, в кишечнике оказываются растворы моносахаридов, аминокислот, полипептидов, глицерина, мыл, обладающие сильным осмотическим давлением и могущие проходить сквозь животные перепонки.

Однако прямых доказательств, что всасываются именно моносахариды, аминокислоты, глицерины и жирные кислоты, а не более сложные тела, — нет; наоборот, сделано большое число наблюдений, указывающих, что чистого, «простого» всасывания вроде диализа в живом теле едва ли можно ожидать и что «всасывание» в нем, как процесс проникания, всегда сопряжено или с дальнейшим гидролизом, или с ре-синтезом его продуктов; так, например, более или менее очевидно, что белки подвергаются в эпителии также и внутриклеточному протеолизу в добавление к полостному; еще больше примеров внутриклеточного синтеза в кишечной стенке (§ 130). Поэтому на всасывание можно смотреть так же, как на первый этап ассимиляционных синтезов.

Наибольшая часть всасываемых жидкостей и веществ передается эпителием кишечника непосредственно в ток гемолимфы в полости тела; на это указывают еще старые опыты: кормление таракана кислым пивом тотчас делает и гемолимфу его кислой (Plateau); индиго в пище окрашивает гемолимфу личинки майского жука (Blanchard); окрашенная шерсть окрашивает гемолимфу платяной моли в свой цвет (Sitowski); наружная поверхность вырезанной пчелиной кишки после обсушивания ее бумагой тотчас снова делается влажной (Schoenfeld); но часть всосанных веществ пищи всегда остается в эпителиальных клетках кишечника как резерв (Jordan).

При всасывании, конечно, имеет первостепенное значение величина всасывающей поверхности; она увеличивается путем увеличения длины кишечника, образования на нем складок, «пилорических» выростов, ворсинок, слепых придатков или дивертикулов, и ее величина вместе с характером пищевого режима обуславливает скорость процесса (§ 64).

По вопросу о локализации всасывания априорно можно было бы предположить, что поверхностью всасывающей пищевые жидкости способна быть поверхность всех отделов кишечника, в которых пищевая масса задерживается на сколько-нибудь продолжительное время, и вопрос о локализации всасывания вообще возник как вследствие значительной разнозначности опытных данных, так и вследствие некоторой предубежденности; последняя образовалась потому, что, прежде всего, анатомически средняя кишка оказывается единственно свободной от хитиновой кутикулы, выстилающей остальные отделы кишечника и, видимо, препятствующей всасыванию; в пользу локализации накопилось также значительное число более точных и доказательных наблюдений.

§ 53. Всасывание в средней кишке. — Опыт показывает, что, повидимому, стенка средней кишки и ее придатков является местом всасывания продуктов пищеварения по преимуществу; высказывается мнение, что в большинстве случаев этот отдел кишечника и его придатки являются даже единственным и исключительным местом всасывания этих продуктов (Cuénot, Vangel, Snodgrass, Swingle, Boissezon); однако есть указания, например для мух, против всасывания в клетках дивертикулов, которые являются только секреторными (Buchmann), или, наоборот, для саранчи, за всасывание преимущественно в них (Ненюков и Парфентьев). При введении с пищей в кишечник насекомых безвредных красок ими окрашивается только эпителий средней кишки и ее придатков; следовательно, если эти окрашенные жидкости проходят тот же путь и скопляются в тех же местах, как и растворы продуктов пищеварения, то местом всасывания является именно средняя кишка с ее дивертикулами.

В таких опытах к пище примешивались крапп, индиго, фуксин, метиленовая синь, нейтральрот, кармин; опыты делались над личинками *Melolontha* (Bassi), тутовым шелкопрядом (Blanc), личинками *Corethra* (Ковалевский) и *Culex* (Метальников), жуком *Hydrophilus* (Vangel), личинкой *Thrixion* (Pantel), личинками *Aeschna* (Voinov), тараканом (Cuénot), гусеницами *Tineola* (Sitowski), пчелой (Petersen), термитом *Calotermes* (Montalenti), и все они дали несомненные указания на всасывание в эпителии средней кишки; наиболее доказательные данные получены на личинке *Tenebrio* (Biedermann).¹

При этих опытах между прочим обнаружилось, что эпителий средней кишки обладает большей или меньшей, смотря по насекомому, избирательной способностью по отношению к краскам и задерживает всасывание почему-либо оказавшихся неприемлемыми; так, у прямокрылых введенные в кишечник кармин, метиленовая синь, везувин долго остаются в средней кишке и ее при атках растворенными и затем переходят в заднюю без следа всасывания кишке средней (Cuénot); наоборот, например у личинок *Corethra*, те же краски проходят сквозь ки-

¹ Некоторые исследователи высказываются против применения красок и в пользу примешивания к пище железа (Jordan, Boissezon): кормят тараканов клейстером с примесью молочнокислого железа; через сутки-двое железо обнаруживается в эпителии средней кишки, причем локализуется в секреторных его клетках (Cuénot); обратно, прямой опыт всасывания средней кишкой у таракана не удастся: выделенный кишечник, помещенный в рингерову жидкость и наполненный глюкозой или виттевым пептоном, не пропускает этих веществ в окружающую жидкость (Steudel).

шечные стенки и выделяются гемолимфой через выделительные органы (Ковалевский); у тутового шелкопряда из всех взятых растительных и анилиновых красок всасывался только фуксин.¹

Тот факт, что при этих опытах дивертикулы средней кишки также окрашиваются взятой краской, указывает, что в них кроме тока жидкости, несущего выделяемые ими ферменты в среднюю кишку, есть и обратный ток, вносящий в них продукты пищеварения, что непосредственно видно на прозрачных личинках *Sciara* (Packard); всасывание, таким образом, можно считать присущим и дивертикулам (Sirodot, Steudel, Ненюков), хотя это и оспаривается (Plateau).

Как в опытах с искусственным окрашиванием, так и при подробном цитологическом изучении среднeciшечного эпителия оказалось, что существует и дальнейшая, более дробная локализация всасывания в разных участках и отделах средней кишки, причем анатомической закономерности в расположении всасывающих участков, повидимому, нет, и пестрота общей картины обуславливается, очевидно, специфичностью пищеварения при разных пищевых режимах. Примеры этой дробной локализации всасывающих участков в средней кишке приведены в §§ 30 и 40.²

Наконец, следует упомянуть, что клетки средней кишки, содержащие вакуолы, принято считать секреторными; но нельзя поручиться, что эти вакуолы не могут оказаться также и всосанным материалом; так, у *Notonecta* расширенная передняя часть средней кишки по обширной вакуолизации ее клеток рассматривается как главное место секреции (Богоявленский); однако у других полужесткокрылых, например *Cimex* и *Rhodnius*, именно эта область явно служит только местом всасывания (Wigglesworth).

Своеобразное осложнение картины всасывания описано для средней кишки мух-цещ: у них в эпителиальных клетках в массе разветвлены внутриклеточные трахеолы, в которые и входит в виде гематина перевариваемая заглоченная кровь и доходит по ним даже до крупных субэпителиальных трахей и затем лишь из них подвергается всасыванию (Wigglesworth); в этом случае трахеолы играют роль как бы «млечных сосудов». Возможность такого участия межклеточных и внутриклеточных трахеол в про-

¹ При применении красок следует отличать действительное физиологическое всасывание от диффузного окрашивания; так, в кишечнике жигалки и домашней мухи краска трипанблау дает диффузное окрашивание, а литиевый кармин и сахарат железа указывают на физиологическое всасывание (Buchmann).

² К ним можно прибавить следующее: из отделов средней кишки всасывающим указывается для гусениц *Galleria* лишь передний (Tchang-Yung-Tai); вода заглоченной *Anopheles* крови быстро всасывается в передней, узкой части средней кишки (Алмазова), а задняя ее часть является секреторной; вода тотчас же начинает выделяться мальпигиевыми сосудами и выбрасываться через анальное отверстие (Шленова, Долматова, Беклемишев и Дединова) и за 4 часа комар выделяет наружу почти половину насосанного объема жидкости; у кровососов *Cimex* и *Rhodnius* передний отдел превращен в своего рода зоб, в котором всасывается лишь вода, благодаря чему пища концентрируется перед ее перевариванием в узком заднем отделе (Wigglesworth, Lester и Lloyd); те же отношения существуют и у кровососущих мух, где задний отдел также является выделительным (Wigglesworth).

цессе всасывания подтверждается и на гусенице тутового шелкопряда: индиго, подмешанное в пищу гусеницы наблюдалось проникшим в трахеи (Alessandrini и Bacci); точно так же капли жира отмечены в концевых трахейных клетках и в просвете трахей в зобу и в средней кишке у таракана после кормления его пищей, богатой жиром (Петрункевич); впрочем рядом с допущением присутствия жира в трахейных клетках присутствие его в трахеях также и отрицается (Sanford).

В связи со сложными явлениями локализации возникло представление о возможности чередования секреции и абсорбции. Вопрос о локализации всасывания уже на отдельных клетках среднекишечного эпителия, специализовавшихся на всасывание, рядом со специализованными на выделение, разобран в § 30: к сказанному остается прибавить, что особые всасывающие клетки предположительно описаны также у пчелы (Schienzenz, Petersen), у муравья *Camponotus* и у личинок *Myrmeleo* (Adlerz). Но далее, в эпителии гусеницы *Deilephila* описаны (Deegener) сфероциты, которые являются якобы единственными абсорбирующими клетками, но всасывающими лишь в те периоды времени, когда они не выделяют секретов. Такое же чередование секреции и абсорбции в одних и тех же клетках с большей достоверностью описано на *Carabus* и *Periplaneta* в опытах с кормлением их пищей с примесью солей железа или краски конго и с инъекцией им этих же веществ в полость тела (Steudél);¹ оказалось, что в то время как данные клетки поглощают железо, впрыснутое в полость тела лишь тогда, когда они находятся в «состоянии секреции», железо из полости кишечника, то есть из пищи, они поглощают, находясь, наоборот, в «состоянии покоя» или, вернее, в «состоянии абсорбции» (Jordan, Schimper). Та же картина чередования приводится для жигалки и домашней мухи (Buchmann); она же наблюдается на личинках *Rhyphus* и *Mycetobia*, у которых такое чередование абсорбции и секреции идет на участках третьем, четвертом и пятом из всех пяти на средней кишке (Mueller). Обратно, в других опытах, например при всасывании переваренного воска у *Galleria*, чередование всасывания и секреции не подтверждено: этот продукт всасывается только в средней кишке, в переднем ее отделе и только цилиндрическими клетками, но никогда не бокаловидными (Tchang-Yung-Tai). У личинок *Myrmeleo* секреторную и абсорбционную фазы каждая клетка проходит якобы неоднократно (Wheeler).

Из всего изложенного следует, что рядом с явной локализацией всасывания лишь на определенных участках среднекишечного эпителия и специализацией на всасывание только их клеток, существует и полное отсутствие этой специализации, последнее, вероятно, при условии чередования процессов всасывания и выделения во времени. При всем том необходимо конечно оговориться, что эти выводы делаются главным образом на основании гистологических картин, на которых большинство цитологов даже

¹ Этот метод дал, впрочем, разные и отчасти противоречивые показания у разных авторов даже на одном объекте — таракане (Cuénot, Gresson, Steudél).

не отличает абсорбирующих клеток от сецернирующих; некоторые детали этих картин даны в § 40.

Особый интерес представляет всасывание жиров ввиду их легкого обнаружения во всосавших их клетках; ¹ местом их всасывания отмечена главным образом также средняя кишка. При кормлении жиром таракана через несколько дней обнаруживается присутствие жировых капель внутри клеток эпителия в средней и нижней трети его средней кишки и именно в тех же, которые всасывают и другие вещества и выделяют ферменты; разделение труда между клетками этой области кишечника совершенно отсутствует (Cuénot, Voinov); у личинок *Tenebrio* жир всасывается в верхнем и среднем отделах средней кишки и никогда не в нижнем (Biedermann); у личинок *Calliphora* наоборот — в нижнем (Weinland); у *Galleria* — только цилиндрическими клетками (Tchang-Yung-Tai); при обезжиренной пище в абсорбирующих клетках жира не оказывается (Cuénot). При этом большинство наблюдений говорит за то, что и здесь, как и у позвоночных, жиры всасываются не просто в виде эмульсии, но лишь после их расщепления, продукты которого после всасывания тотчас подвергаются синтезу в тех же клетках (Biedermann, Boissezon): насекомые, кормленные жиром, окрашенным суданом или алканной, отлагают жир бесцветный (Biedermann); в пользу такого вывода говорит между прочим и то, что жировые капли всосанного жира всегда оказываются расположенными не в ближайших к просвету кишки частях клеток, но в дальнейших от этого просвета областях позади клеточного ядра, считая от центра кишечника. Наконец, кормление свободными стеариновой или пальмитиновой кислотами дает в абсорбирующих клетках также отложение жира, прямо обнаруживая тем его синтез (Biedermann).

§ 54. Всасывание в кишках передней и задней. — Несмотря на все изложенное, обобщать вывод о приуроченности абсорбционной способности исключительно к средней кишке нельзя, потому что наблюдаются многие случаи, когда и задняя и передняя кишки участвуют вместе со средней в процессе всасывания. Так, вообще несомненно, что в заднем отделе задней кишки пищевой комок отжимается от жидкости (Verson) и прессуется (Поярков) и что содержимое в тонкой кишке всегда жиже, чем в толстой и прямой (Frenzel); за то же говорят частичные наблюдения: над личинками *Ptychoptera* (Gehuchten), *Thrixion* (Pantel), термитами *Calotermes* (Montalenti) и личинками пластинчатоусых жуков (Simroth, Mingazzini); у этих последних на внутренней хитиновой кутикуле задней кишки есть участки, специально служащие для всасывания (Wiede-

¹ Жиры могут всасываться: во-первых, в виде капель неразложенного жира; во-вторых, частично, после распада его на кислоты и глицерин в виде эмульсии; в-третьих, нацело в виде глицерина и кислоты; в-четвертых, после образования со щелочами кишечника растворимых мыл, которые после всасывания дают с глицерином снова жиры. В последних двух случаях образуются новые жиры, уже характерные для данного животного; эмульгирование жиров в кишечнике представляет собой, повидимому, явление исключительно физическое: на поверхности их капель образуется в эмульсии слой белков, казеинов и других веществ, изменяющий их поверхностное натяжение.

mann), а также участки, пронизанные порами, способными пропускать якобы даже и твердые частицы пищи или несущие хитиновые «ворсинкообразные» выросты, иногда необычайно развитые и древовидно ветвящиеся; кроме всасывающей роли, этим хитиновым выростам приписывается также функция задержки и перемалывания пищевых масс (Simroth); подобные же ворсинкообразные хитиновые выросты описаны для сверчков (Berlese). За возможность всасывания в задней кишке в тонком ее отделе, несмотря на его плотную кутикулярную выстилку, высказываются для многих насекомых Moebusz, Deegener, Sayce, для саранчи Парфентьев и Ненюков, для таракана Steudel; при кормлении таракана пищей с примесью железа местом всасывания оказывается также и задний отдел кишечника (Метальников, Steudel); хотя к этим опытам и делается поправка в том смысле, что и вообще стенка задней кишки у насекомых является нормально местом накопления железа (Cuénot).¹ Далее, у жуков *Callidium*, *Clytus*, *Oryctes*, *Necrophorus* процесс всасывания идет якобы только локально и именно в верхнем отделе задней кишки, хотя у *Copris*, *Geotrupes*, *Melolontha* здесь всасывания вовсе не наблюдается (Gorka); задняя кишка личинка *Tenebrio molitor* совершенно не всасывает жидкостей, и в случае попадания их в нее они выталкиваются обратно в среднюю кишку, твердые же частицы в ней остаются (Patay); то же обратное поступление подлежащей всасыванию пищи в среднюю кишку из задней наблюдается, повидимому, у древоядных личинок, у которых симбиотическое переваривание древесины происходит в кишке задней; у гусеницы *Vanessa urticae* всасывание дериватов хлорофилла обнаружено также в задней кишке (Linden); но кормление железными солями шмеля и пчелы не дало указаний на всасывание для задней кишки, а только для средней (Steudel); точно так же оболочка задней кишки у гусеницы тутового шелкопряда оказалась даже для растворов глюкозы совершенно непроницаемой (Shinoda). Наконец, у кровососов всасывание, повидимому, совершенно закончено уже в средней кишке, и в заднюю попадают из крови только остатки гематина (Wigglesworth). Остается прибавить, что объемистая прямая кишка у личинки *Dytiscus* во время линек оказывается заполненной большим количеством воды, которая создает внутреннее давление совершенно так же, как воздух в зобу у сухопутных насекомых (Rungius). Дивертикулы задней кишки также, повидимому, не лишены всасывающей способности, по крайней мере у пластинчатых жуков (Mingazzini). Слепая кишка или «ректальная ампула» иногда содержит в себе пузыри газа и служит гидростатическим аппаратом, например у *Nepa*. Косвенно в пользу того, что у тутового шелкопряда всасывание идет и в задней кишке, приводится интимное и плотное, со вхождением под ее оболочку, оплетение ее концевого отдела мальпигиевыми сосудами: эти последние должны якобы перехватывать вредные вещества из кишечника (Поярков);

¹ Хитиновая выстилка задней кишки у черного таракана, по некоторым данным, пориста, и клетки эпителия этой кишки поглощают даже твердые частицы введенного с пищей железа (Метальников).

характер эпителия слепой кишки у него также указывает на ее всасывающую роль (Paillot); для имаго бражников отмечается то же (Stober).

Итак, из всего изложенного вытекает, что главной функцией задней кишки на всем ее протяжении является всасывание воды: пищевая масса, продвигаясь по ней, прогрессивно становится суше; высыхание ее особенно ясно в прямой кишке в соприкосновении с ее эпителием и особенно с ректальными железами (Frenzel, Eidmann, Wigglesworth); у гусениц, с их ясным подразделением задней кишки сфинктерами на *ileum*, *colum* и *rectum* (Bordas, Henson), это постепенное усыхание пищевой массы и образование из нее плотных цилиндрических комков экскрементов особенно очевидно (Verson); у имаго двукрылых, бабочек, блох, перепончатокрылых с их жидкой пищей и жидким содержимым прямой кишки это всасывание не так ясно, но вероятно, что ректальные железы и здесь участвуют в обратном всасывании, хотя это наверное и не одна их функция (Graham-Smith; § 45).¹

Что касается всасывательной способности передней кишки и главным образом зоба, то она обычно считается ничтожной или даже не признается (Jordan). Так, вырезанный зоб комара с водянистым в нем содержимым не высыхает в течение нескольких дней (Boissezon); зоб таракана, взятый как осмометр, практически непроницаем даже для воды (Eidmann) и растворов сахара (Abbot); и вместе с тем оливковое масло и некоторые жиры в нем всасываются: если позади зоба наложить лигатуру и накопить таракана жиром или маслом, то капли жира оказываются в клетках перед лигатурой и непосредственно над жиром (Sanford). С другой стороны, всасывающая функция зоба считается очень развитой у пчелы при всасывании воды из нектара и образования из него меда; через дву- или трехкратный перенос пчелой меда из одной ячейки в другую сгущение меда достигает еще большей силы (Bruennich); обратно, отрицается всасывание в зобу и у бабочек бражников (Stober).

Жидкости у кровососов, в частности «свободная» вода у *Anopheles*, попавшие в зоб, медленно «перекачиваются» в среднюю кишку, где быстро всасываются, в самом же зобе всасывания не происходит (McGregor, Boissezon, Беклемишев, Долматова, Ягужинская); таким образом зобу приписывается значение лишь регулятора водного запаса, особенно в сухой атмосфере, ибо всасывание в средней кишке идет очень быстро и всосанная вода также очень быстро выбрасывается через мальпигиевы сосуды. Зоб у москита *Phlebotomus papatasi* по своей перистальтике является также регулятором расходования воды, и в нем самом всасывания воды нет (Долматова). Интересно, что мухи *Glossina*, сосущие исключительно кровь и не способные принимать свободной жидкости, погибают, если их заста-

¹ Совершенно вопреки общепринятому пока взгляду немногие авторы (Berlese, Frenzel) приписывают функцию всасывания задней кишке, даже преимущественно, считая, что всасывание в средней кишке «несовместимо» с ее явно секреторной деятельностью; однако наличие хитиновой выстилки внутри этого отдела кишечника, ее роль резервуара для экскрементов и отбросов, равно как и большинство опытных данных говорят далеко не в пользу такого взгляда (Marchal).

вить напиться воды из сосуда через укол затягивающей его перепонки: они погибают как бы от разжижения их гемолимфы (Lester и Lloyd). И в то же время инъекция воды или рингера раствора в полость тела *Anopheles maculipennis*, в объеме до трети его веса, выносится спокойно, и вода быстро выводится через мальпигиевы сосуды; таким образом зоб сам непроницаемый для воды, обеспечивает ее экономный расход и защищает гемолимфу от чрезмерных колебаний концентрации (Денисова).

По вопросу о всасывании зобом пищевых веществ можно привести следующие данные. При кормлении черного таракана крахмалом глюкоза обнаруживается в стенках зоба (Jousset de Bellesme, Plateau, Sayce), хотя факт этот и оспаривается (Cuénot); в пользу зоба, даже как главного места всасывания, высказываются (Петрункевич), имея в виду весьма энергичное всасывание в нем жиров, особенно эмульгированных, но не расщепленных (Abbot, Wigglesworth), и даже мелко раздробленных твердых веществ вроде порошка кармина; но жир в клетках зобного эпителия может быть представляет собою и резерв, а не продукт прямого всасывания, что видно из опытов над *Periplaneta australasiae* (Sinéty); таким образом, эти данные оспариваются (Schlueter). Далее, из наблюдений над *Callidium* и *Clytus* также считается возможным признать за зобом всасывающую роль преимущественно (Gorka), но с этим взглядом совершенно не согласуется энергичная и разносторонняя пищеварительная деятельность средней кишки, так как для всасывания в зобу продуктов этой деятельности требовалась бы постоянная обратная, антиперистальтическая подача их в зоб, которая в качестве регуляционного явления никогда не наблюдается. Что же касается всасывания зобом воды из нектара при образовании из последнего меда, то обеднение меда водой может происходить отчасти и через испарение его в сотах.

§ 55. Фильтровальные камеры. — У многих сосущих насекомых, которым приходится вместе с пищей заглатывать большое количество жидкостей и, таким образом, вводить в себя избыток воды, устанавливаются своеобразные отношения всасывания между передним и задним отделами кишечника, имеющие целью удалить через всасывание этот избыток воды раньше, чем главная масса пищи дойдет до отдела, выделяющего ферменты. Это удаление в простейших случаях, например у клопов *Cimex* и *Rhodnius*, достигается расположением всасывающего участка средней кишки впереди пищеварительного (Wigglesworth; § 30). Механизм этого удаления весьма значительно и своеобразно усложнен у многих *Hemiptera*, поглощающих из растений чрезвычайный избыток воды и сахаров; вместе с видоизменениями в расположении между передним и задним отделами кишечника у них возникают также и расширения его изгибов и петель в виде фильтровальных камер с очень нежными стенками, истонченными явно для целей фильтрации. У одних видов концевой участок средней кишки приходит в тесное соприкосновение с нижним отделом пищевода или с началом средней кишки (Weber); у *Magicicada* фильтровальная камера прилегает к пищеводу, а в нее впячена сзади тонкая кишка, которая выходит из нее в виде заднего отдела задней кишки,

образуя петли, и места впадения мальпигиевых сосудов также охвачены камерой; у *Membracidae* конец средней кишки образует петлю, проникающую сквозь наружную стенку и прилегающую к эпителиальному слою передней кишки; у *Psyllidae* задняя кишка и пищевод спирально обвиты одна около другого; у *Aleurodidae* соприкосновение между ними еще более тесное (Weber); у *Cercopidae* передняя часть средней кишки образует расширенный карман, а нижний конец ее и часть мальпигиевых сосудов лежат свернутыми между ее эпителием и соединительнотканной оболочкой (Licent). У *Coccidae* эти взаимоотношения еще сложнее: извивы средней кишки охвачены задней кишкой: у *Pseudococcus* начальный и концевой участки средней кишки дают две петли, одетых в соединительнотканый чехол; они лежат во впячении стенки прямой кишки; промежуточный же участок средней кишки, совершенно иной гистологической структуры лежит свободно в полости тела (Pesson); у *Lecanium* первый и последний участки средней кишки образуют тесно перевитую спираль, похожую на *glomerulus* почки, внутри впячения стенки прямой кишки (Pesson). Есть мнение, что фильтровальные камеры должно относить всегда к отделам передней кишки (Weber); другие морфологи отрицают это (Cecil).

Можно думать, что значение всех этих изменений нормальных отношений между отделами кишечника одно и то же: они позволяют избытку жидкости в пище переходить непосредственно из передних отделов кишечника в задние, минуя средний, главный, в который таким образом поступают только самые ценные составные части пищи (Berlese, Licent, Wigglesworth). Этот перенос жидкости, конечно, не является простой физической фильтрацией, и различные формы эпителиальных поверхностей, участвующих в нем, должны при нем выполнять свою обычную активную роль, как и во всяком другом секреторном или абсорбционном процессе (Pesson); где извивы средней кишки впячены в прямую, там наверное происходит и дальнейший переход жидкости через стенки ректального впячения в полость прямой кишки (Berlese); но так как средняя кишка связана с задней непосредственно, то в этом как будто и нет необходимости (Pesson); вероятно это впячение служит для изоляции фильтрующей камеры от общей полости тела (Wigglesworth). Наконец, нельзя упустить из внимания и того факта, что при описанной «фильтрации» жидкостей из полости одной кишки в другую происходит рядом со всасыванием из передних отделов кишечника также и обратный процесс — поступление жидкости внутрь задних его отделов.

§ 56. Длительность пищеварения и всасывания. — Скорость всех процессов обработки пищи весьма разнообразна от одной формы насекомого к другой, не говоря о могущественном влиянии внешних обстоятельств, и не поддается обобщению или априорным предсказаниям. У плотоядных насекомых она зачастую и вопреки ожиданиям меньше, чем у растительноядных: у *Carabus* и *Dytiscus* пищеварение очень медленно и продолжительно (Plateau); у *Libellula* после восьмидневного воздержания кишечник оказывается еще полным. Время, потребное для прохождения

через весь кишечник пищи в виде подслащенной и подкрашенной кашицы из бананов, у *Periplaneta americana* занимает 20,6 часа; через зоб большая часть пищи проходит очень быстро, хотя следы ее остаются в нем даже через 100 часов после приема; поглощение жидкой части происходит в прямой кишке; ясной перистальтики в передней кишке нет (Snipes и Tauber). У *Gryllus campestris* подкрашенные листья кормового салата обнаруживаются в экскрементах уже через 7 часов (Graber); для саранчи при 32° скорость пищеварения оценивается в 1 час (Парфентьев и Ненюков); для пруса при подкрашивании пищи фуксином: в 2 часа 30 минут и 2 часа 15 минут на пище из *Polygonum* и в 2 часа 50 минут и 3 часа 10 минут на пшенице (Парфентьев и Ненюков); по другим наблюдениям, для личинок саранчи скорость передвижения пищи через весь кишечник определяется в 9 часов с задержкой в средней кишке на 6—7 часов (Воскресенская). У гусениц прохождение пищевых масс сквозь кишечник иногда поразительно быстро; но для тутового шелкопряда скорость пищеварения измерена путем примешивания к пище плаунового семени, в сроки от 19 часов 30 минут до 48 часов (Pigorini), а при окраске ее фуксином — от 1 часа 15 минут до 2 часов 30 минут (Lombardi), причем на прием пищи идет у него 7 минут, а на отдых между приемами 30 минут (Shinoda). У гусениц капустницы на все прохождение пищи идет 36 часов с пребыванием в средней кишке в 30 часов; у озимой совки — 140 часов с пребыванием в средней кишке от 90 до 120 часов (Воскресенская). У личинок *Anopheles* полного опорожнения кишечника не достигается за сутки, и скорость прохождения пищи зависит от интенсивности ее приема (Брук).

Определение природы крови, заглоченной кровососами, а следовательно и ее поставщика, вполне возможно помощью преципитиновых реакций (Uhlenhuth; § 33); при температуре около 20° у *Anopheles* оно возможно еще через двое суток после заглатывания крови; это указывает, что белки за это время еще не затронуты пищеварением (Weyer; § 33).

В деталях нормальное продвижение пищевой массы по кишечнику зрелой гусеницы капустной белянки совершается следующими этапами: через 5 минут после приема пищи комок ее продвигается к началу средней кишки, в следующие 5 минут он доходит до ее середины, после чего наступает резкое замедление его дальнейшего продвижения: пища до получаса задерживается в средней кишке и лишь через 45 минут после ее приема снова начинает передвигаться в задний отдел кишечника; первые экскременты оказываются около анального отверстия через час (Воскресенская). Приблизительно та же последовательность отмечается и для гусениц непарного шелкопряда: через 10 минут после приема пищевой комок оказывается в средней кишке, через 45 минут он продвигается в заднюю, и через час выбрасываются первые экскременты; задержка пищи в средней кишке сравнительно с таковой у капустницы выражена слабее (Воскресенская). Прибавление к пище никотинсульфата на обоих объектах вызывает задержку пищи в средней кишке до часа, а появление экскрементов — до 4 часов; очевидно никотин, или прямо действуя на мускулатуру кишечника, или через симпатическую ее иннервацию, сильно тормозит перистальтику кишечника; примесь к пище сернистого натрия вызывает ускорение прохождения пищи по кишечнику, доводя время его до 45 минут путем сильного ослабления задержки пищи в средней кишке вследствие возбуждающего действия на перистальтику (Воскресенская).

Разумеется, скорость пищеварения стоит в безусловной зависимости от окружающей температуры, так: у *Anopheles* и *Culex* при 26° желудок после приема пищи снова пуст уже через два дня, а при 8° только через восемь (Schaudinn, Grassi); запас насосанной крови у самки *Anopheles* переваривается летом в 60 часов, причем эритроциты через 36 часов оказываются еще целыми (Genna). Такая же зависимость наблюдается в опытах кормления гусениц *Tineola* крахмалом вместо шерсти: первый переваривается несравненно скорее кератина шерсти (Sitowski), который переваривается в 4 суток (Titschack).

В заключение следует указать, что у многих форм насекомых выделение экскрементов — дефекация — совершается не по мере прохождения пищи по кишечнику и ее переваривания, но с большими задержками и лишь через определенные, очень долгие сроки. Так, зимующие пчелы, не опорожняют своего кишечника в течение всего зимнего сезона; личинки других перепончатокрылых, а также муравьиных львов — в течение всего личиночного их периода; наконец в немалом числе случаев средняя кишка личинок кончается слепо и соединяется с задней только в конце личиночной жизни; экскременты у таких форм выделяются вне зависимости от времени пищеварения и скорости последнего. их нормальное выделение в случае эндопаразитизма или при пребывании в замкнутых ячеях, например у пчелиных, «гигиенически» неудобно и небезопасно; поэтому у таких личинок сохраняется «эмбриональное» состояние кишечника, при котором средняя кишка не соединена с задней вплоть до окукливания.

§ 57. Литература по пищеварению и всасыванию. — Алпатов, В Коллоиды как состав часть меда, etc КоллПчеловДело, 1931 46—47 Алпатов, В и Комаров, П Эксперименты по кормлению пчел в связи с пересылкой, etc БюллНаучИсслИнстЗоолМоскУнив, 1933 24—41 Армбрустер, Л Питание, пищеварение и обмен веществ у пчел Москва, 1937 Арсеньев, А Питат достоинство и хим состав корма гусениц тутов и дубов шелкопрядов УчЗапМоскПедИнст, XXXIV, 5, 1945 3—64

Беклемишев, В О значении коллоидно-дисперсных веществ в питании личинок *Anopheles* ПаразСборЗоолМузАкадНаук, I, 1930 27—36 Богданов, Е Биол. наблюд над копрофагами, ЗапАкадНаук, 1896 Zur Biologie der Coprophagen. AllgZeitEnt, 1900, 1901 Zehn Generationen von Fliegen in veränderten Lebensbedingungen, etc Ibid, 1903 Опыты искусств односторонн кормления пчел Опыт Пасеки-ИзмайлЗвер, I, 1904 Ueb das Zuchten der Larven der gewohn. Fleischfliege *Calliphora* in sterilisierten Nahrungsmitteln ArchGesPhysiol, CXIII, 1906 97—105 Ueb die Abhängigkeit des Wachstums der Fliegenlarven von Bakterien und Fermenten, etc ArchAnat-Physiol, (1908), 1909, suppl 173—200 Zur Frage über Fettproduktion aus Eiweiss, etc. JourLandw, LVI, 1908 53—87 О прямом и косвенном участии белков в образовании жира ИзвМоскСелХозИнст, 1909 1—349 Значение опытов с обыкн синей мясной мухой для разрешения вопроса об унаследовании приобрет признаков Москва, 1928 68 Богоявленский, К К вопр о строении кишечника и морфологии пищеварения у насекомых РуссЗоолЖур, V, 1925 8—31 Бромлей, Н Переваривание белков в кишечнике шелкопряда УчЗапМоскПедИнст, XXI, 4, 1940 5—16 Протеолит ферменты в организме дубов и тутов шелкопрядов Ibid, XXXIV, 5, 1945 65—84 Брук, Р 1930 см § 15

Вилларет, В О хим составе пчелин меда, etc Москва, 1891 Винокуров, С Физиология питания комн мухи СборнКороленко, 1922 74—78 Воскре-

сенская, А. Проникновение ядов через кишечн. стенку у насекомых. ТрЗашРаст, (3), VII, 1936: 25—39. О причинах устойчивости некот. насекомых к мышьяковистым инсектицидам. ЗашРаст, 1939: 32—144.

Гадд, Г. К сравнит. анатомии цикад. РуссЭнтОбозр, IX, 1909: 138—143; X, 1910: 205—213. Гальцова, Р. Активная реакция кишеч. сока *Bombux mori*. Зоол. Жур, XIII, 1935: 186—194. Гончаров, Г. Питание личинок *Anopheles maculipennis* в искусств. условиях. ЖурТропМед, VI, 1928: 482—488.

Демянковский, С. 1940 см. § 15. Основ. результаты исследований лаборатории по биохимии тут. шелкопряда, etc. УчЗапМоскПедИнст, XXI, 4, 1940: 135—144. Демянковский, С., Гальцова, Р. и Демянковская, Н. 1933 см. § 15. Демянковский, С., Прокофьева, Е. и Филиппова, Л. 1933 см. § 15. Демянковский, С., Гальцова, Р. и Рождественская, В. Влияние углеводов на протеолиз. УчЗапМоскПедИнст, XXI, 4, 1940: 73—98. Денисова, З. К сравн. экологии кровосос. двукрылых. ЗоолЖур, XXII, 1943: 214—221. Добромыслов, Д. К вопр. о влиянии инсектицидов на активность пищевар. ферментов насекомых. ТрНаучИсслИнст УдобрИнсФунгии, 1939: 140—144.

Зарин, Э. Современ. состояние методики исслед. пчелин. меда. ТрСелХозБактЛаб, II, 1910: 1—70. Матер. по вопр. о составе меда, etc. Ibid, III, 1911: 1—29. Методы его исследования. Ibid, IV, 1913: 1—137. Матер. к вопр. об образовании и созревании меда. Ibid, VI, 1917: 1—20. Beitr. zur Chemie der Bildung und Reifung des Bienenhonigs. ActaUnivLatv, I, 1921. Einfl. organ. Säuren auf die Bildung und Reifung des Honigs. Ibid. Ueb. Fermente der Verdauungsorgane der Honigbiene. BiochZeit, CXXXV, 1923, 59—74. Weit. Stud. üb. Invertase des Darmkanals der Honigbiene. Ibid: 75—84. Зибер, Н. и Метальников, С. Ueb. Ernährung und Verdauung der Bienenmotte *Galleria*, etc. ArchGesPhysiol, CII, 1904: 269—286.

Ильин, Н. Мед, воск и прополис. Ленинград, 1926, 158 стр. Ишмаев, А. Поедаемость и усвоение листа гусеницами дуб. шелкопряда. Шелк, 1938: 57—60. Кормление гусениц дуб. шелкопряда листом разл. пород. Ibid, 1938: 62—67. Иванов, В. 1901 см. § 15.

Калабухов, Н. On the durat. of life and food consumption of bees under diff. densities of population. BeeWorld, XIV, 1933: 20—23. Касьянов, Л. Étude morphol. et biol. de la famille des Cimicidae. AnnParasHumComp, XV, 1937: 97—124, 193—217, 289—319, 385—408. Келлас. Состав нектара и механизм превращения его в мед. ПчелДело, 1929: 318—320. Ковалевский, А. Beitr. zur Kennt. der nachembr. Entw. der Musciden. ZeitWissZool, XLV, 1887: 542—594. Ein Beitr. zur Kennt. der Exkretionsorgane. BiolZentr, IX, 1889: 33—47, 65—76, 127—128. Кожанчиков, И. 1944 см. § 15. Пищев. ценность углеводов в питании половой фазы *Holometabola*. ДоклАкадНаук, XXV, 1939: 803—806. Козьмина, Н. О биол. эквиваленте пыльцы. КоллПчелДело, 1900. Козьмина, Н. и Комаров, П. Об инвертир. способности слюнных желез и кишечника у пчел, etc. ЗоолЖур, XII, 1933: 33—45. Ueb. das Invertierungsvermögen der Speicheldrüsen und des Mitteldarmes von Bienen, etc. ZeitVerglPhysiol, XVII, 1932, 267—278. Комаров, П. О строении и функции так наз. слюнных желез пчелы. ОпытПасека, IV, 1929: 395—425. Кулагин, Н. Zur Frage üb. die Struktur der Zellkerne der Speicheldrüsen und des Magens bei *Chironomus*. ZeitWissInsBiol, I, 1905;

Лаптев, Н. Мед и его значение в жизни человека. Новониколаевск, 1925. Лебедев, А. и Савенков, А. Die Nahrungsnormen des Kiefernspinners, *Dendrolimus pini*. ZeitAngEnt, XIX, 1932: 85—103. Лебедев, Ф. Как живет и питается азиат. саранча. ИздСамарГубЗемУпр, 1923. Линдеман, И. Опыты учета веса и прожорливости важнейших вредителей сахар. свеклы. БюллСортСемУпрСахаротреста, VII, 1923: 51—91. Закономерности зависимости прожорливости гусениц от возраста и температуры. Ibid: 92—110.

Мальцев, М. Опыт выращивания перел. саранчи, *Pachytylus migratorius*, в искусств. условиях. ТрСелХозБактЛабГлУпрЗемл, V, 1914. Метальников, С. О поглощении солей железа пищеварит. каналом таракана. ИзвАкадНаук, (5), IV,

1896: 495. Beitr. zur Kennt. der Anatomie der Raupe von *Galleria*, etc. ZoolAnz, XXVI, 1903: 619—623. Ein Beitr. zur Frage ub. die Immunität, etc. ZentrBaktParas, XLI, 1906: 54, 188, 391. Эксп. исследования над пчелиной молью. СПб., 1907: 118. О цитолитинах у насекомых. ТрСПбОбщЕст, XXXVIII, 1907: 41—46. Rech. exp. sur les chenilles de *Galleria*, etc. ArchZoolExp, (4), VIII, 1908: 489—588. Мечников, И. Unters. ub. die intrazell. Verdauung bei wirbellosen Tieren. ArbZoolInstWien, V, 1883: 141—168, Мирзаян, А. Стадии пищеварения у *Phlebotomus*, etc. ДоклАкадНаук, XVII, 1937: 153—156. Митропольский, А. Пыльца растений и перга как корм для пчел. Пчелов, I, 1935. Михин, Б. Структура перед. отдела кишечника личинки *Bombus mori* L. МоскЦентрШелкСтанц, I, 1926: 1—30. Мончадский, А. О механизме пищеварения у личинок *Chaoborus*, etc. ЗоолЖур, XXIV, 1945: 90—97.

Ненюков, Д. Die Verdauungsprozesse bei *Periplaneta*, etc. PhysiolRusse, III, 1904: 48. Присутствие инвертина в меду и кишечнике насекомых. РуссПчелЛист, 1905. К вопр. об особенностях питания у чешуекрылых. ЗашПастВред, IV, 1927: 12—14. Особенности пищевар. процессов у насекомых. ТрЗВсесоюзСъездФизиол, 1928: 41.

Ненюков, Д. и Парфентьев, И. Пищевар. процессы в связи со строением кишечника у перел. саранчи. ЗашПастВред, VI, 1929: 21—37. Ненюков, Д. и Тареева, А. К вопр. о фермент. процессах в кишечнике *Blatta*, etc. ТрНаучИсслЛабОтравВещ, V, 1928: 59—63. О действии мышьяковистокислого натрия на организм азиат. саранчи, etc. Ibid: 65—73.

Олсуфьев, Н. Двойств. характер питания и половой цикл у самок слепней, etc. ЗоолЖур, XIX, 1940: 445—455.

Павловский, Е. К биол. личинок водолюба малого *Hydrophilus caraboides* L. РуссГидробЖур, I, 1922: 1—8. On the biology and structure of the larva of *Hydrophilus caraboides* L. QuartJourMicSci, LXVI, 1922: 627—655. Павловский, Е. и Зарин, Е. On the structure of the alim. canal and its ferments in the bee, etc. Ibid: 510—556. Перепелова, Л. Матер. по биол. пчелы. ОпытПасека, III, 1928: 492—502, 551—557. Петрункевич, А. Zur Physiol. der Verdauung bei *Periplaneta orientalis* und *Blatta germanica*. ZoolAnz, XXII, 1900: 137—140. Die Verdauungsorgane von *Periplaneta orientalis* und *Blatta germanica*, etc. ZoolJahrb, XIII, 1900: 171—190. Пилат, М. Гистол. исследование действия инсектицидов на кишечник насекомых. ТрЗашПаст, (3), VII, 1936: 79—91. Попов, П. и Гальцова, Р. Zur Kennt. der Wasserstoffionenkonzentration im Darmkanale einiger blutsaug. Arthropoden. ArchSchiffTropHyg, XXXVIII, 1933: 465—466. Поярков, Э. Rech. histol. sur la métamorphose, etc. ArchAnatMicr, XII, 1910: 333—474. Кишеч. иммунитет у шелко. червя. Тр2ВсесоюзСъездФизиол, 1926: 249. О кишеч. иммунитете у шелко. червя. РуссФизиолЖур, X, 1927: 157—162. Экология выкормки шелко. червей. СоцНаукаТехн, 1935. О разрыве между темпами роста шелко. червей и качеством их корма. Природа, 1937.

Резниченко, М. К метод. изуч. питания пчелы. ОпытПасека, 1930: 1—6. Рождественская, В. О влиянии добав. питания углеводами и белками на жизнеспособность шелко. червя. Уч.ЗапФакЕстМоскПедИнст, XXXI, 3, 1939: 153—181. Кормление гусениц тут. шелкопряда в период повтор. выкормок верхушеч. и смешан. листьями. Ibid, XXXIV, 5, 1945: 181—195. Вл. качества углеводов, добавляемых к листьям корма, на развитие гусениц тут. шелкопряда. Ibid: 216—226.

Сент-Илер, К. Клетки кишечника личинки *Tenebrio*, etc. ТрСПбОбщЕст, XXXIII, 1903: 161—172. [Строение слюин. желез]. ZeitZellforschMikrAnat, V, 1927: 494. Ueb. Vorderdarmanhänge bei *Lophyrus*-Larven, etc. ZeitMorphOekol, XXI, 1931: 608—616. Скрябина, Е. pH кишечника и крови насекомых, etc. ТрудЗашПаст, (3), VII, 1936: 9—24. Словцов, Б. Zur vergl. Physiol. des Hungerstoffwechsel. etc. BeitrChemPhysiolPathol, VI, 1904: 23—39, 162—169, 170—174; BiochZeit, XIX, 1909: 504—508. Сухов, К. Слюн. секрет тли *Myzus*, etc. ДоклАкадНаукСССР, XLII, 1944: 232—235.

Т а л и е в, В. Интересн. случай минирующей личинки на листьях осины. ТрОбщ-ИспПрирХарькУнив, XLII, 1908: 1—10. Т а р е е в а, А. и Н е н ю к о в, Д. Квопр. о норм. процессах пищеварения и картине крови в связи с действ. отрав. веществ у пруса *Calliptamus*, etc. ТрЗашРаст, III, 1931: 39—49.

У в а р о в, Б. Пища, питание и метаболизм у насекомых. Природа, XVII, 1928: 898—914. On insect nutrition and metabolism, TransEntSocLondon, LXXVI, 1929: 256—343. [Переваривание клетчатки]. JourExpBiol, 1934.

Ф а у с е к, В. Beitr. zur Histiol. des Darmkanal des Insekten. ZeitWissZool, XLV, 1887: 694—712. Филипенко, Ю. Anat. Stud. üb. Collembola, etc. Ibid, LXXIV 1906: 270—304.

Ш и п е р о в и ч, В. Биология и история превращ. скорпион. мухи *Panogra*, etc. РуссЭнтОбозр, XIX, 1925: 27—40. Ш и п и ц и н а, Н. О роли орган. коллоидов воды в питании личинки *Anopheles*, etc. ИзвБиолИнстПермУнив, VII, 1930: 171—193. Максим. и миним. размер частиц, улавлив. личинками *Anopheles*, etc. МедПараз, IV, 5, 1935: 381—389. Ш т е й н г е л ь, Ф. О принятии пищи у рода *Tabanus*. РабЗоол-КабВаршУнив, 1896: 245—250. О принятии пищи у рода *Pentatoma*. Ibid, 1897: 175—181.

Я г у ж и н с к а я, Л. О протеолит. ферментах маляр. комара, etc. ВoprФизиол-ЭколМалярКомара, I, 1940: 43—52.

A b b o t, R. Contrib. to the physiol. of digestion in the Australian roach *Periplaneta australasiae* Fab. JourExpZool, XLIV, 1926: 219—253. A b d e r h a l d e n, K. Weitere Stud. üb. die von einzelnen Organen hervorgebrachten Substanzen mit spezif. Wirkung. ArchGesPhys, CLXXVI, 1919: 236—262. (Verdauung der Seide). ZeitPhysiolChem, CXLII, 1925: 189—190. A b d e r h a l d e n, E. und H e i s e, R. Ueb. das Vorkommen peptolyt. Fermente bei den Wirbellosen. Ibid, LXII, 1909: 136—138. A b o n y i, A. Züchtung der Seidenraupe mit künstl. zusammenges. Nahrungsmitteln. MatNaturwAnz, XLVII, 1930: 353—365. A c k e r m a n n, D. Ueb. die Extraktstoffe von *Melolontha*, etc. Zeit-Biol, LXXI, 1920: 193—202; LXXIII, 1921: 319—321; LXXV, 1922: 325—326. A c q u a, C. Sulla mancanza di fermenti lipolitici nel succo intestinale del baco da seta. AnnScuol-SupAgr, (2), XV, 1920: 1—8. Ric. sperim. sui processi digestivi della larva del figuella. BollLabPortici, XI, 1921: 3—44. L'utilizzazione della sostanze grasse nei processi digestivi del figuella, etc. BollStazSperAscoliPiceno, I, 1922: 123. Ancora sulla utilizzazione della sostanze grasse, etc. Ibid, 204. A d l e r, S. and T h e o d o r, O. (Salivary glands of *Phlebotomus*). AnnTropMedParasit, XX, 1926: 109—142. A d l e r z, G. Om digestions secretion hos insecter, etc. B hSvenVerAkadHandl, XVI, 1890: 51. A n d e r s e n, K. Vers. zur Fortpflanzung der Kornkäfers *Calandra*, etc. MittGesVorratsschutz, XI, 1935: 10—13. A o k i, K. und H o n d a, M. Ueb. die immunisat. Spezifität des Magensaftes der Seidenraupen, etc. ZentrBakt, LXXXVIII, 1922: 135. Ueb. die hämolyt. Wirkung des Magensaftes der Seidenraupen. Ibid: 240. A r a k a w a, Y (On the blood, sucking and digestio of the clothes louse). InsWorld, XXV, 1931: 265—269, 302—306. A r m b r u s t e r, L. Honigfermenträtsel. ArchBienenk, VII, 1926: 285—290. Ernährung der Biene. HandbErnährStoffwechsLandw. Nutztiere, VII, 1931: 478—563. A r n d t, W. Zur Frage der Verdaubarkeit der Badeschwammgerüstsubstanz. ZoolAnz, XCIII, 1931: 199—207. A r n h a r t, L. Stud. üb. die Honigbiene. Bienenwatter, XLIV, 1912: 118. A u b e r t o t, M. Origine proventriculaire et évacuation, continue de la membrane péritrophique chez les larves d'*Eristalis*, etc. RewSocBiol, CXI, 1932: 743—745. Les sacs péritrophiques des larves d'*Aeschna*, etc. Ibid: 746—748. Sur le proventricule des larves des Diptères némocères; origine du tube péritrophique, etc. Ibid, 1933: 1005—1007. Rech. sur les péritrophiques des insectes, etc. Nancy, 1934. Sur les membranes péritrophiques des insectes. Arch ZoolExpGén, LXXIX, 1938: 49—57. A u z i n g e r, A. Ueb. Fermente im Honig, etc. ZeitUntersNahrGenussMitt, XIX, 1910: 65. A w a t i, P. The mechanism of suction in the potato capsid bug *Lygus*, etc. ProcZoolSocLondon, 1914: 685—733. A x e n f e l d, D. Invertin im Honig und Insektendarm. ZentrPhysiol, XVII, 1903: 268—269.

- Bacot, A. 1917 cm. § 15. Baer. The treatment of chronic osteomyelitis with maggots. JournBoneJointSurg, 1931. Balduf, W. Food habits of Phymata, etc. CanadEnt, LXXI, 1939: 66—74. Basch, S. Unters. üb. das chylopoëtische und uropoëtische System der Blatta orientalis. SitzBerAkadWissWien, XXXIII, 1856: 234—260. Bauer, O. und Vollenbruck, O. Ueb. den Angriff von Metallen durch Insekten. ZeitMetallkunde, XXII, 1930: 230—233. Baumberger, J. The food of Drosophila, etc. ProcNatAcadSci, III, 1917: 122—126. Solid media for rearing Drosophila. AmerNatur, LI, 1917. Beadle, G. Tatum, E. and Clancy, C. Food level in relation to rate of development and eye pigmentation of Drosophila, etc. BiolBull, LXXV, 1938: 447—462. Beauregard, H. Sur la digestion chez les vésicants. CRAssFrancAvSci, XVI, 1887: 662—664. Becton, E. The alim. tract of Phanaeus etc. OhioJourSci, XXX, 1930: 315—323. Belehrádek, J. Expérience sur la cellulase et l'amylase de la salive chez Dixippus, etc. ArchInterPhysiol, XVII, 1922: 260—265. Bengtsson, S. 1925 cm. § 15. Berczeller, L. und Wastl, H. Ueb. Lebensdauer und einseitige Ernährung, BiochZeit, CLXXXI, 1927: 216—219. Berretta, L. Genesi della membrana peritrophica, etc. BullIstZoolUnivPalermo, II, 1935: 117—132. Berthelot, P. Sur la tréhalose, etc. CRAcadSciParis, XLVI, 1858: 1276—1279. Bertholf, L. The utilisation of carbohydrates as food by honey larvae. JourAgrRes, XXXV, 1927: 429—452. Bertin, L. Remarques sur les pièces buccales et l'alimentation des Coléoptères, etc. CRAcadParis, CLXX, 1920: 1131—1133. L'adaptation des pièces buccales aux régimes alim. chez les Coléoptères, etc. AnnSciLinnLyon, LXIX, 1923: 145—159. Berwig, W. 1931 cm. § 15. Betts, A. The ingestion of syrup by the honey bee. Bee-World, XI, 1930: 85—90. Beutler, R. und Wahl, O. Ueb. die Honig der Linde, etc. ZeitVerglPhysiol, XXIII, 1936: 301—331. Biedermann, W. Beitr. zur vergl. Physiol. der Verdauung. ArchGesPhysiol, LXXII, 1898: 105—162; CLXXIV 1919: 392—425. Biedermann, W. und Moritz, Ibid, LXXV, 1899: 1—86. Birge, E. und Juday, C. 1922, 1926 cm. § 8. Bitto, S. (The influence of food upon the nutrition of insects). BullSciKjusUniv, IV, 1931: 489—498. Black, L. The effect of insect juices on the infectivity of plant viruses. Phytopath, XXIX, 1939. Blanc, L. La tête du Bombyx mori, etc. TravLabEtudSoieLyon, 1891: 180. Blanchard, E. Sur la circulation du sang et sur la nutrition. CRAcadSciParis, XXVIII, 1849: 76—78; XXXIII, 1851: 367—370. Nouv. Observ. sur la circulation du sang et nutrition chez les insectes. AnnSciNatZool, (3), XV, 1851: 370—376. Blunck, H. Zur Biol. des Tauchkäfers Cybister, etc. ZoolAnz, LV, 1922: 45—66. Bodenheimer, F. 1929 cm. § 20. Bodine, J. Physiology of Orthoptera, etc. BiolBull, XLVIII, 1925: 79—82. Bodine, J. and Fink, D. JourGenPhysiol, VII, 1925: 735. Boelitz, E. Beitr. zur Anat. und Histol. der Collembolen, etc. ZoolJahrb, LVII, 1933: 375—432. Boerner, C. Ueb. blutlösende Säfte im Blattlauskörper, etc. NaturwZeitForstLandw, XII, 1915: 288—294. Ueb. den Einfl. der Nahrung die Entwicklungsdauer von Pflanzenparasiten, etc. ZeitAngEnt, XIII, 1927: 108—128. Boissezon, P. Contrib. à l'étude de la biol. et de l'histophysiol. de Culex, etc. ArchZoolExpGén, LXX, 1930: 281—431. Sur l'histol. et l'histophysiol. de l'intestin de la larve de Culex, etc. CRSocBiol, CIII, 1930: 567—568. Sur l'histol. et l'histophysiol. de l'intestin de Culex pipiens imago, etc. Ibid.: 568—570. Bonnet, C. Mémoire sur la grande chenille à queue fourchue du saule, etc. MémSavÉtr, II, 1755: 276—282. Borchert, A. Zur Biol. der grossen Wachsmotte Galleria, etc. ZoolJahrb, LXVI, 1935: 380—400. Borri, G. Le papille rettali degli insetti. AttiSocToscana, XXXVI, 1925: 226—279. Bottazzi, F. Das Cytoplasma und die Körpersäfte. Winterstein, H. HandbVerglPhysiol, I, 1, 1905—1906: 1—460. Bouchardat, A. De la digestion chez le ver-à-soie. CRAcadSciParis, XXXI, 1850: 579—581. RevMagZool, (2), III, 1851: 34—40. Bounoure, L. Et. comp. de quatre diastases digestives chez quelques espèces de Coléoptères. CRAcadSciParis, CLII, 1911: 228—231. Aliments, chitine et tube digestif chez les Coléoptères. Paris, 1919, 294 pp. Braun, M. Das Mitteldarmepithel der Insektenlarven, etc. ZeitWissZool, CIII, 1912. Breitenbach, W. Unters. an Schmetterlingsrüsseln. ArchMikrAnat, XV, 1878: 8—29. Ueb. die Funktion der Saftbohrer der Schmetterlingsrüssel. EntNachr, VI, 1880: 29—34. Breithaupt, P. Ueb. die Anat.

und die Funktionen der Bienenzunge. ArchNaturg, LII, 1886: 47—112. Briant, T. On the anatomy and functions of the tongue of the honey bee. JourLinnSocLondon, XVII, 1884. Bridges, C. and Darby, H. Culture media for Drosophila, etc. AmerNatur, LXVII, 1933: 437—472. Brocher, F. L'appareil buccal des larves de Psylla, etc. AnnSocEntFrance, XCIV, 1925: 55—66. Brown, A. A note on the utilisation of polysaccharids by a grasshopper. BullEntRes, XXVIII, 1937: 333—336. A note on the chitinous nature of the peritrophic membrane of Melanoplus, etc. JourExpBiol, XIV, 1937: 252—253. Brown, F. Enzymes and bacteria in the honey bee. AmerMusNov, CCCIV, 1928: 1—5. The utilisation of hexose carbohydrates by lepidopterous larvae. AnnNewYorkAcadSci, XXXI, 1930: 221—234. Browne, C. Chem. analysis and composition of American honeys. BullUSDepAgrBurChen, CX, 1908. Bruennich, K. Die Eindickung des Nektars bei der Honigbiene. ZeitAngEnt, X, 1924: 448—457. Brumpt, E. Utilisation des larves de certaines mouches pour le traitement de l'ostéomyélite, etc. AnnParasit, XI, 1933: 403—420. Brunetti, B. Sulla funzione del proventricolo degli insetti. AttiSocToscana, XXXVIII, 1929: 24—27. Ric. sul proventricolo degli insetti. Ibid, XLI, 1931: 110—146. Brunswick, H. Ueb. das Emulsin des Maikäfers. Mikrokosmos, XVI, 1923: 163—167. Bruyne, C. De la phagocytose et de l'absorption de la graisse dans l'intestin. AnnSocMédGand, LXX, 1891. Contrib. à l'étude de la phagocytose. ArchBiol, XIV, 1896. Buchmann, W. Zur Ernährungsphysiol. normaler und hungernder Pyrausta-Raupen. ZoolAnz, LXXIX, 1928: 223—243. Unters. üb. die Ernährungsphysiologie der Dipterenlarven. ZeitDesinfekt, XXI, 1929: 237—246; XXII, 1930: 1—30. Buck, A. Some observ. on the salivary and stomach secretion of Anopheles and other mosquitoes. ProcAcadSciAmsterdam, XL, 1937: 217—223. Bugnion, E. et Popoff, N. (Glandes salivaires des Hémiptères). ArchAnatMicr, X, 1908: 227—268; XI, 1910: 435—456. Busnel, R. Contrib. à l'étude anat. et physiol. de la cheille d'Ephestia, etc. RevPathVégEntAgrFrance, XXIV, 1937: 137—162.

Caillas, A. Rech. de l'invertine dans le miel pur d'abeilles. CRAcadSciParis, CLXX, 1920: 589—592. Cameron, A. 1914, 1916 cm. § 15. Campbell, F. Notes on silkworm nutrition. JourEconEnt, XX, 1927: 88—90. Digestion of wood in Lyctus, etc. BiochemJour, XXIII, 1929: 1290—1293. Candelier, E. Beitr. zur Kennt. der Speicheldrüsen der Coleopteren. Bonn, 1910: 50. Castelnouvo, G. Ric. stol. e fisiol. sul tubo digerente di Carausius, etc. ArchZoolItal, XX, 1934: 443—466. Cecil, R. The alim. canal of Philaenus, etc. OhioJourSci, XXX, 1930: 120—130. Chapman, R. The confused flour beetle, Tribolium, etc. MinnStatEntRep, XVII, 1918: 73—94. Nutrit. studies on the confused flour beetle Tribolium, etc. JourGenPhysiol, VI, 1924: 565—585. Chatton, E. Les membranes péritrophiques des Drosophiles etc. BullSocZoolFrance, XLX, 1920: 265—280. À propos du rôle de la membrane péritrophique des glossines, etc. BullSocPathÉxot, XXV, 1932: 575—577. Chun, C. Ueb. den Bau, die Entwicklung und physiol. Bedeutung der Rektaldrüsen bei den Insekten. AbhSenckenbNaturGes, X, 1875: 27. Churney, L. and Klein, H. The electrical charge on nucleus constituents, salivary gland cells of Sciara, etc. BiolBull, LXXII, 1937: 384—388. Cohen, W. 1933 cm. § 15. Cornalia, E. 1856. Cornwall, J. Note on the saliv. glands and the sucking apparatus of Cimex, etc. IndJourMedRes, X, 1923: 687—691. Cornwall, J. and Patton, W. Some observ. on the saliv. secretion of the commoner blood sucking insects and ticks. Ibid, II, 1914: 569—593. Cousin, G. Sur les condit. indispensables à la nutrition et à la ponte de Lucilia, etc. CR SocBiol, C, 1929: 570—572; 648—649, 731—732, 818—820, 820—822; CI, 1929: 653—654, 788—790, 913—915, 1115—1120. (Digestion extraintestinale chez Mormoniella). Bull-BiolFranceBelg, LXVII, 1933: 371—400. Cragg, F. (Digestion in Culex). IndJourMedRes, II, 1915: 706—720. Secretion and epithelial regeneration in the mid intestine of Tabanus. Ibid., VIII, 1920: 648—663. Cressman, A. and Dumestre, J. The feeding rote of the Australian lady beetle Rodolia, etc. JourAgrRes, XLI, 1930: 197—203. Crowell, M. and McCoy, C. Nutrit. studies of the webbing clothes moth Tineola, etc. PhysiolZool, X, 1937: 368—372. Crozier, W. Hydrogen ion concentration with-

in the alimentary tract of insects, *JourGenPhysiol*, VI, 1924 289—293 Cuenot, L. Etudes physiol sur les Orthopteres *ArchBiol*, XIV, 1895 293—341 La région absorbante dans l'intestin de la blatte *ArchZoolExp*, (3), VI, 1898, 64—69. Defense de l'organisme contre les parasites chez les insectes *CRAcadSciParis*, CXIX, 1906 806

Davidson, J 1914, 1922—1925 cm § 15 On the mouth parts and mechanism of suction in *Schizoneura*, etc *JourLinnSocZool*, XXXII, 1914 Davis, A. (Peritrophic membrane in Orthoptera) *UnivCalifPublEnt*, IV, 1927 159—208 Deegener, P. Beitr zur Kennt der Darmsekretion *ArchNaturg*, LXXV, 1909 71—110, LXXIV, 1910: 27—43 Der Darmtraktus und seine Anhangе Schroeder, *HandbEnt*, I, 1913 234—315 Dehn, M Zur Frage der Natur der peritroph Membran bei den Insekten *ZeitZellforsch-MicrAnat*, XIX, 1933 79—105, XXV, 1937 787—791 Delcourt, A et Guyenot, E Biol experimentale de la possibilite d'etudier certains Dipteres en milieu defini, etc *CRAcadSciParis*, CLI, 1910 255—257 Genetique et milieu, etc *BullSciFranceBelg*, XLV, 1911 249 Dewitz, H Die Mundteile der Larve von *Myrmeleon* *SitzBerGesNaturFrBerlin*, 1881 Dickmann, A (Wax digestion in *Galleria*) *JourCellCompPhysiol*, III, 1933 223—246 Dietze, K Ueb die Fahigkeit, getrocknet Substanzen durch Ausscheiden einer Flussigkeit zum Aufsaugen losbar zu machen bei *Augiades*, etc. *EntRund*, XXXVIII, 1921 Dieuzeide, R Contrib a l'etude des neoplasmes vegetaux, etc *ActSocLinnBordeaux*, LXXXI, 1929 5—243 Dinulescu, G Rech sur la biologie des Gastrophiles, etc *AnnSciNat*, (10), XV, 1932 1—183 Dirks, E Liefern die malpighischen Gefasse Verdauungssekrete? *ArchNaturg*, LXXXVIII, A, 1922 161—220 Doenhoff, E Ein Wachsspaltungsferment in Darm der Larve der Wachsmotte *ArchAnatPhysiol*, 1882: 163 Doflein F Der Ameisenlowe Jena, 1916. Dover, C Notes on the fauna of pitcher-plants etc *JourMalayBranchAsiatSoc*, VI, 1928 1—27 Dreher, K Die Funktion der Mandibeldrusen bei der Honigbiene, etc. *ZoolAnz*, CXIII, 1936 26—28 Drilhon, A et Busnel, R Sur la presence et la teneur en flavine des tubes de Malpighi des insectes *CRAcadSciParis*, CCVIII, 1939 839—841 Dubois, R 1898 cm § 2 Dufour, L Rech anat et physiol sur les Hemipteres *MemSavEtrangAcadSciParis*, IV, 1833 129—462 Resume des rech anat et physiol. sur les Hemipteres *AnnSciNatZool*, (2), I, 1834 232—239 Rech anat et physiol sur les Orthopteres, les Hymenopteres et les Neuropteres, *MemAcadSciParis*, VII, 1841 265—647 Etudes anat et physiol sur les insectes Dipteres, etc *NantSciNatZool*, (3), III, 1845 49—95 Études anat et physiol sur une mouche, etc *MemSavEtrangAcadSciParis*, X, 1846 545—628 Rech anat et physiol sur les Dipteres *Ibid*, XI, 1851 171—360 De la circul du sang et de la nutrit chez les insectes *ActSocLinnBordeaux*, XVII, 1851 9. Etudes anat et physiol et observ sur les larves du Libellules, etc *AnnSciNatZool* (3), XVII, 1852 65—110 Duncan, J On a bactericidal principle in the alim canal of insects and arachnids *Parasit*, XVIII, 1926 238—252 Duporte, E (Function of proventriculus in *Gryllus*) *Psyche*, XXV, 1918 117—122 Duspiva, F Ein Beitr zur Kennt der Verdauung der Wachsmottenraupen *ZeitVerglPhysiol*, XXI, 1934 632—641 Die proteolytischen Enzyme der Kleider- und Wachsmottenraupen, etc *ZeitPhysiolChem*, CCXLI, 1936 169—176 177—200 Duspiva, F und Linderstroem, K Die Keratinverdauung der Larven von *Tineola*, etc *VerDeutZoolGes*, XXXVII, 1935 126—131 Dutrochet, R Mem sur les metamorphoses du canal aliment dans les insectes *JourPhys*, LXXXVI, 1819 130—135, 189—204, Meckels *Arch*, IV, 1818 285—293 Duvernoy, G Resume sur la fluide nourricier, ses reservoirs et son mouvement dans tout le regne animall *AnnSciNatZool*, (2), XII, 1839 300—346

Eberli, J Unters an Verdauungstrakten von *Gryllotalpa* *VierteljahrSchrNaturf-GesZurich*, XXXVII, 1892 Eichler, W Einige Bemerk. zur Ernährung und Eiablage der Mallophagen *SitzBerNaturfFreundBerlin*, 1937 80—111 Eidmann, H Die Durchlassigkeit des Chitins, etc *BiolZentr*, XLII, 1922 429—434 Die Physiol des Kau-magens der Insekten *SitzBerGesMorphPhysiol*, XXXV, 1923—1924 Unters ub die Morphol und Physiol des Kau-magens von *Periplaneta*, etc *ZeitWissZool*, CXXII, 1924 281—309 Elser, E Beitr zur quantit Honiguntersuchung *ArchBienenk*, VI, 1924—

1925 118—146 Vergl Unters der Aschenbestandteile bei verschied Honigtypen. Ibid, VII, 1926 276—282 Ely, C 1918 cm § 15 Emery, C 1912 cm § 15 Ueb den sogen Kaumagen einiger Ameisen ZeitWissZool, XLVI, 1888 378—412 Engel, E. (Rectal glands in Diptera) ZeitWissZool, CXXII, 1924 503—533 Erlenmeyer, E Ueb. die Fermente in den Bienen, etc SitzBerAkadWissMunchen, 1874 204—207 Erlenmeyer, E und Planta-Reichenau, F Ueb die Fermente in den Bienen, in Bienenbrot und im Pollen, etc ChemZentr, 1877 790 Chem Studien ub die Tatigkeit der Bienen EichstadtBienenZeit, XXXIV, 1878 181—183, XXXV, 1879 155 Ertogroul, T Sur l'origine de la membrane pentrophi que chez le ver-a-soie CR AcadSci-Paris, CLXXXVIII, 1929 652—654 Evans, A 1935, cm § 132, 1938 cm § 15 The physiol of the sheepblowfly *Lucilia*, etc TransRoyEntSocLondon, LXXXV, 1936 363—378 The utilization of food by certain lepidopterous larvae Ibid, LXXXIX, 1939 13—22 Evenius, C Der Verschluss zwischen Vorder- und Mitteldarm bei der postembr. Entwick von Apis, etc ZoolAnz, LXVIII, 1926 249—262 Evenius, J Die Fermente in Darmkanal der Honigbiene, etc ArchBienenk, VII, 1926 229—244 Zum Problem der Starkeverdauung im Darmkanal der Honigbiene Ibid, VIII, 1927 199—206 Zur Frage der Herkunft der Kittharzes im Bienenstock BiolZentr, II, 1929 257—261 Die Prufung des Sedimentgehaltes norddeutscher Honige, etc LeipzigBienZeitFestschr-Zander, 1933 23—33 Evenius, J und C Kryptenzellen und Epitelregeneration im Mitteldarm der Honigbiene, etc ZoolAnz, LXII, 1925 250—256 Eyre, T Rearing Anthomyid root maggots in artificial media EntNews, XXXII, 1921 215—216

Faasch, W Darmkanal und Blutverdauung bei Aphanipteren ZeitMorphOekol, XXIX, 1935 559—584 Fabre, J La mouche bleue de la viande SouvEnt, X, 1924 259—275 Falck, R Die Scheindestruktion des Koniferenholzes durch die Larven des Hausbockes *Hylotrupes*, etc Cellulosechemie, XI, 1930 89—91 Falleroni, D 1926 cm § 15 Federici, E Lo stomaco della larva di Anopheles, etc AttiAcadLincei, XXXI, 1922 264—268, 394—397 Fellenberg Ueb Invertase und Diastase im Honig MittGebLebMittUntSchweizGesundh, II, 1911 369 Fernald, H Rectal glands in Coleoptera AmerNatur, XXIV, 1890 Fiessinger, N et Gajdos, A Le ferment lpolitique de *Galleria*, etc CRSocBiol, CXXI, 1936 1152—1154 Fife, I A method of artif feeding of the sugarbeet leaf-hopper. Science, LXXV, 1932 Hydrogen-ion concentration of the saliva of partly dessicated beetle-leaf-hopper Phytopath, XXX, 1940 Filiger The effect of temperature on feeding and development of the greenhouse *Phlyctaenia* JourEconEnt, 1931 Filippi, F Alcuni osserv anat-fisiol sugli insetti, etc AnnAcadAgrTorino, V, 1850 25 Breve riasunto di alcuni ricerche anat-fisiol sul baco da seta, etc 1853 4 Fink, D The digestive enzymes of the Colorado potato beetle, etc JourAgrRes, XLV, 1932 471—482 Fischer, H und Hendschel, A (Digestion of chlorophyll) ZeitPhysiolChem, CXCVIII, 1931 33—42 Fletcher, F and Haub, J Digestion in blowfly larvae, *Phormia regina* Meigen used in the treatment of osteomyelitis OhioJourSci, XXXIII, 1933 101—109 Fluiter, H Over den invloed van het voedsel op insecten VersbVergadProefstPersonell-Djember, 1936 170 Fluke, C and Allers, T The rôle of yeast in life history studies of the apple maggot *Rhagoletis*, etc JourEconEnt, XXIV, 1931 77—80 Folsom, J and Welles, M Epithelial degeneration, regeneration and secretion in the mid intestine of *Collembola* UnivIllinoisBull, II, 1916 97—127 Forbes, S 1880, 1883 cm § 15 Fortner, G Zur Ernahrungsfrage der *Simulium*-Larve ZeitMorphOecol, XXXII, 1937 360—383 Fraenkel, G. Utilisation of sugars and polyhydric alcohols by the adult blowfly Nature, CXXXVII, 1936 237—238 Frei, J Die miner Bestandteile des Honigs SchweizBienZtg, XXXIV, 1911 285 French, C A handbook of the destructive insects of Victoria, etc Melbourne, 1891 153 Frenzel, J Ueb Bau und Thatigkeit des Verdauungskanaals der Larve des *Tenebrio*, etc BerlinEntZeit, XXVI, 1882 267—316, Göttingen, 1882. Einiges uber den Mitteldarm der Insekten, etc ArchMikrAnat, XXVI, 1885 229—306, XXVII, 1881 287 Die Saftent-

leerung der Schmetterlinge nach deren Ausschlupfen ZoolAnz, XIII, 1890 579—580. Frupp Funktion der Drüsen im Verdauungsapparat der Insekten DeutNaturf, IX, 1876 86—87 Fritze, A Ueb den Darmkanal der Ephemeriden BerNaturf GesFreiburg, IV, 1888 Frost, S 1928 cm § 15 Frost, F, Herms, W and Hoskins, W The nutrit requirements of the larva of the mosquito Theobaldia, etc JourExpZool, LXXIII, 1936 461—479 Fuellerborn, F Ueb den Saugakt der Stechmücken ArchSchiffTropHyg, XXXVI, 1932 169—181 Fulton, R and Chamberlin, J An improved technique for the artif feeding of the beet leafhopper, with notes on its ability to synthesize glycerids Science, LXXXIX, 1934 346—348

Galliard, H Rech sur les Reduvidés hematophages, etc AnnParasit, XIII, 1935: 497—527, XIV, 1936 1—34, 97—112, 193—205 Galli-Valerio, B Beob. ub. Culiciden ZentrBakt, LXXVIII, 1916 90—96 Gautier, C et Riel, R 1919 cm. § 15 Gazagnaire, J Des glandes salivaires dans l'ordre des Coleopteres CRAcadSciParis, CII, 1886 772—774 Gehuchten, A Rech histol sur l'appareil digestif de la Ptychoptera contaminata Cellule, VI, 1890 183—291 Le mecanisme de la secretion dans l'intestin d'une larve de Dipteres VerhXIntMedizKongr, II, 1890 Le mecanisme de la secretion AnatAnz, VI, 1891 12—25 Contrib a l'etude du mecanisme de l'excretion cellulaire Cellule, IX, 1892 93—116 Genna, M Ric sulla nutrizione dell'Anopheles, etc AttiAcadLincei, XXIX, 1920 501—504, ArchZoolItal, X, 1923, 15—34 Germer, F 1912 cm § 15 Gibson, A, Gorham, R, Hudson, H and Flock, J The Colorado beetle, Leptinotarsa decemlineata Say in Canada, Bull DepAgrCanada, LII, 1925 30 Girault, A Notes on the feeding habits of Cimex lectularius, etc Psyche, XV, 1918 85—87 Glaser, R The effect of food on longevity and reproduction of flies JourExpZool, XXXVIII, 1923 383—412 Glasgow, H The gastric coeca and caecal bacteria of the Heteropten BiolBull, XXVI, 1914 101—170 Goeken Konnen die Bienen Zucker in Honigverwandeln? BienZent, XLVII, 1911 279 Goesswald, K Ueb die Frassstatigkeit von Forstschadlingen, etc ZeitAngEnt XXI, 1934 183—207 Goetsch, W Die Staaten argentinscher Blattschneider-Ameisen. Zoologica, XXXV, 1939 1—105 Golden, H Die kauenden Insektenmundteile, etc ArchNaturg, XCI, A, 7, (1925), 1926 1—47 Gorka, S Beitr zur Morphol und Physiol des Verdauungsapparates der Coleopteren AllgZeitEnt, VI, 1901 339—341 Experim und morphol Beitr zur Physiologie der malpighischen Gefasse der Kafer Zool-Jahrb, XXXIV, 1914 233—338 Gothe Die Fermente des Honigs ZeitUntNahr-GenussMitt, XXVIII, 1914 273 Gourevitch, A L'action dynamique specifique chez les blattes CRAcadSciParis, CLXXXVII, 1928 65—67 Grabe, A Papier als Raupenfutter InternEntZeit, XVIII, 1924 122 Graber, V Zur naheren Kennt der Proventriculus und der Appendices ventriculares beider Gryllen und Laubheuschrecken SitzBerAkadWissWien, LIX, 1869 29—46 Ueb die Ernährungsorgane der Insekten, etc MittNatVerSteiermark, II, 1871 181—182 Graham-Smith, G Further observ on the anatomy and function of the proboscis of the blow fly Calliphora, etc Parasit XXII, 1930 47—115 The alim canal of Calliphora, etc Parasit, XXVI, 1934 176—248 Grandis, V et Muzio, G 1897, 1898 cm § 132 Grassi, B 1907 cm § 15 Die Malaria Jena, 1901 Grassi, B e Sandias, A 1893, 1894 cm § 15 Green, T The anatomy and histology of the alim canal in the common wasp Vespa vulgaris Proc-ZoolSocLondon, (3), 1931 1041—1066, 1933 629—644 Grempe [Durchnagen der Metalle] EntRund, XLVIII, 1931 65—67 Greschik J (Das Mitteldarmepithel, der Tenthrediniden-Larven, etc) AllattKozlem, XIV, 1915 207—225, 274 Gresson, R The cytology of the middle gut and hepatic coeca of Periplaneta, etc QuartJourMicSci, LXXVII, 1934 317—334 A study of secretion and cytoplasmic inclusions in the cells of the salivary gland of Tipula paludosa ZeitZellforsch, XXV, 1936 131—142 Gre-villius, A Zur Kennt der Biologie des Goldafters Euproctis, etc BotZentr, XVIII, 1905 222—332 Griffiths, A 1891, cm § 8 On some points in the physiology of certain organs of the alim canal of Blatta, etc ChemNews, LII, 1885 ProcRoySocEdinburgh, XIV 234 ChemNews, LII 195—237 Grube, A Fehlt den Wespen oder Hornissen-

larven ein After oder nicht? ArchPhysiol, 1849: 62. Gruner, M. Beitr. zur Frage der Aftersekretes der Schaumcicaden. ZoolAnz, XXIII, 1900: 431—436. Biol. Unters. ub Schaumcicaden. Berlin, 1901. Grusz, F. Note on the secretions of the digestive glands in Phthirus, etc. Parasit, XV, 1923: 203—204. Guibourt, N. Notice sur une matière pharmaceutique nommée le tréhalose produite par un insecte, etc. CR AcadSciParis, XLVI, 1858: 1213—1217. Gupta, R. On the saliv. glands in the order Coleoptera. ProcNatAcadSciIndia, VII, 1937: 181—192. Guyénot, E. Sur le mode de nutrition de quelques larves de mouches. CRSocBiol, LXI, 1906: 634—635. L'appareil digestif et la digestion de quelques larves de mouches. BullSciFranceBelg, XLI, (6), 1907 353—370.

Haberlandt, G. (The nutritive value of wood). SitzBerPreussAkadWiss, XIV, 1915: 243—257. Haenle, O. Die Chemie des Honigs. Strassburg, 1911. Hadden, K. Feeding methods and mouth parts of larva of glow worm, Lampyrus noctiluca. ProcZoolSocLondon, 1915: 1—6. Hamilton, H. Further experiments on the artif. feeding of Myzus persicae. AnnApplBiol, XXII, 1935: 243—258. Handlirsch, A. 1926 cm. §15. Hargitt, C. The digestive system of the periodical cicada. BiolBull, XLV, 1923: 200—212. Harris, R. Sur la culture des larves de Cecidomyies paedogénétiques Miastor en milieu artificiel. CRSocBiol, LXXXVIII: 256—258. Hartman, E. and Waising-Wong. Some effects of increasing the protein content of the diet of silkworms. LingnanSciJour, XI, 1932: 77—80. Hase, A. Beob. ub. das Verhalten des Herzschlags sowie den Stech- und Saugakt der Pferdelausfliege Hippobosca, etc. ZeitMorphOekol, VIII, 1927: 187—237. Weitere Versuche zur Kennt. der Bettwanzen, etc. ZeitParasit, II, 1930: 368—418. Ueb. die Lebendsgewohnheiten einer Fledermausfliege, etc. ZeitParasKunde, III, 1931: 220—257. Nahrungsaufnahme und Exkretionsverhältnisse bei blutsaug. Insecten, etc. Naturwiss, XX, 1932: 345—349. Fliegenmadenzuchten und Fliegenhaltung fur chirurg, Zwecke. Naturwiss, XXII, 1934: 523—525. Hasterlick, A. Der Bienenhonig, etc. ChemTechnBibl, CCCIV, 1909. Hatanio, J. Some chem. researches on the digestive fluid of the silkworm. BullTokyoSericColl, I, 1915: 1. Haub, J. and Miller, D. Food requirements of blow fly cultures used in the treatment of osteomyelitis. JourExpzool, LXIV, 1932: 51—56. Haupt, H. Biologie und Systematik der europ. Schaumzikaden. AusderNatur, XXXV, 1922, 1—28. Hawk, P., Smith, C. and Bergem, O. The vitamine content of honey and honey comb. AmerJourPhysiol, LV, 1921: 339—348. Haydak, M. Is wax a necessary constituent of the diet of wax moth larvae. AnnEntAmer, XXIX, 1936: 581—588. The influence of a pure carbohydrate diet on newly emerged honey bees. Ibid, XXX, 1937: 258—262. Changes in weight and nitrogen content of adult worker bees on a protein-free diet. JourAgrRes, LIV, 1937: 791—796. Hecht, O. Experim. Beitr. zur Biologie der Stechmücken. ZeitAngEnt, XX, 1933: 126—135; ArchSchiffTropHyg, XXVII, 1933: 256—271. Die Blutnahrung, die Erzeugung der Eier und die Ueberwinterung der Stechmückenweibchen. BeiheftArchSchiffTropHyg, XXXVII, 1933: 1—87. Heller, J. Ueb. den Einfluss der Temperatur auf die Ernährung der Raupe von Deilephila euphorbiae. ActaBiolExp, XII, 1938: 99—116. Henneberg, W. Chem. Unters. auf apistischem Gebiete, etc. JourLandw, XXV, 1877: 377—461. Hennig, W. Die Filterapparat im Pharynx der Cyclorrhaphenlarven, etc. ZoolAnz, CXI, 1935: 131—139. Henschen, F. (Secretion in the midgut). AnatHefte, XXVI, 1904 575—594. Henseval, M. Les glandes à essence du Cossus, etc. Cellule, XII, 1897: 19—29. Rech. sur l'essence du Cossus, etc. Ibid, XII, 1897: 167—183. Henson, H. On the development of the mid gut in the larval stages of Vanessa, etc. QuartJourMicSci, LXXIII, 1929: 87—105. (Peritrophic membrane). Ibid, LXXIV, 1931: 321—360. Herford, G. Observ. on the biology of Bruchus, etc. ZeitAngEnt, XXII, 1935: 27—50. (Ferments in Jassidae). AnnApplBiol, XXII, 1935: 301—306. Herfs, A. 1933, 1936 cm. § 15. Hering, M. 1925, 1926 cm. § 15. Die grünen Inseln in verfarbten Herbstlaub, EntJahrb, 1930: 1—5. Die Farbe der Blattminen und Verfärbungsmienerter Blätter. Ibid, 1933: 78—81. Verfärbungserscheinungen an Pflanzenteilen, etc. TravV CongrIntEntParis, (1932), 1933: 547—556. Hertig, M. The normal and pathol. histology of the ventriculus of

the honey bee, etc JourParasIX, 1923 109—140 Heselhaus, F Die Hautdrüsen der Apiden, etc ZoolJahrb, XLIII, 1922 369—464 Hesse, R Zerstörung von Bleirohren durch Tiere BiolZentr, XLV, 1925 19—20 Heymons, R, Lengerken, H. und Bayer, M 1926—1934 см § 15 Hinman, E 1930 см § 15 Enzymes in the alim. canal of mosquito larvae ProcSocExpBiol, XXIX, 1932 915—916 The utilization of water colloids and material in solution by aquatic animals, etc QuartRevBiol, VII, 1932: 210—217 The rôle of solutes and colloids in the nutrition of Anopheles larvae AmerJourTropMed, XII, 1932 263—271 Enzymes in the digestive tract of mosquito larvae AnnEntSocAmer, XXVI, 1933 45—52 Hoare, C The peritrophic membrane of Glossina, etc TransRoySocTropMedHyg, XXV, 1931 57—64 Hobson, R On an enzyme from fly larvae Lucilia sericata, which digests collagen, etc BiochJour, XXV, 1931 1458—1463 Studies on the nutrition of blow fly larvae ExpBiol, VIII, 1931 109—123, IX, 1932 128—138, 351—365, 366—377 Growth of blowfly larvae on blood and serum BiochemJour, XXVII, 1933 1899—1909 (Vitamins and bacteria in blow fly) BiochemJour, XXIX, 1935 1286—1296 Hockenyos, G The mechanism of absorption of sodium fluoride by roaches JourEconEnt, XXVI, 1933 1162—1169 Hodge, C Growth and nutrition of Melanoplus, etc PhysiolZool, VI, 1933 306—328 Some effect of diets on the gastric epithelial cells of the grasshopper, etc BiolBull, LXXII, 1937 203—211 Hoepfely, R and Watt, J Experiments on resistance of dipterous larvae, etc ChineseMedJour, XLXVII, 1933 1298—1306 Holdaway, F 1933 см § 15 Hollande, A L'origine et la nature des cristaux des cellules caliciformes de l'intestin moyen de la chenille tordeuse du chêne, Tortrix viridana, etc ArchAnatMicr, XIX, 1923 349—369 La rénovation de l'épithélium de l'intestin moyen du criquet égyptien Orthacanthacris, etc CRAcadSciParis, CLXXXIV, 1927 1476—1478 (Membrane peritrophique du Mycetophila) ZeitWissZool, LXXXVIII, 1907 1—77 Holtz, H Von der Sekretion und Absorption der Darmzellen bei Nematus MerkelBonnetAnatHefte, XXXIX, 1909 683—696 Honda, M Studien über die biol Wirkungen der Proventriculussäfte des Seidenraupen-Schmetterlings ZentrBakt, LXVII, 1926 365—369 Hopf, H Protein digestion in woodboring insects Nature, CXXXIX, 1937 286—287 Horn, W Ein zweiter Beitrag über Insekten, welche Blei besonders Bleimantel von Luftkabel, durchbohren Arb PhysiolAngEnt, I, 1934 291—300 Ein dritter Beitrag, etc Ibid, IV, 1937, 235—279. Hoskins, W Toxicity and permeability JourEconEnt, XXV, 1932 1212—1229 Hoskins, W and Harrison, A The buffering power of the contents of the ventriculus of the honey bee, etc Ibid, XXVIII, 1934 924—942 Howard, L Parasitic Hymenoptera feeding by indirect suction EntNews, XXXVI, 1925 129—133 Howard, L, Dyar, H and Knab, F 1912 см § 15 Howard, L 1930 см § 15 Hudson, C and Sherwood, S The occurrence of melezitose in honey JourAmerChemSoc, XLII, 1920 116—125 Huesing, H Wieviel Nektar fasst die Honigblase der Honigbiene? EntRund, L, 1933 80—82, 97—99 Huff, C Nutrit studies on the seed corn maggot Hylemyia, etc JourAgrRes, XXXVI, 1928 625—630

Imms, A Insect nutrition and metabolism Nature, CXXIII, 1929 890—891 Isaac, P The mechanism of suction in the larva of Tabanus, etc MemDepAgrIndia, VIII, 1925 97—102 Ishikawa, M On the renewal of the mid-intestinal epithelium of Collembola MemCollSciKyoto, 13, VII, 1931 135—141 Jameson, A and Atkins, W On the physiol of the silkworm BiochJour, XV, 1921 208—212 Joannis, J Les mangeuses de corne RevQuestSciBruxelles, (2), XII, 1897 393—414 Jordan, H Ueb extraintestinale Verdauung, etc BiolZentr, XXX, 1910 85—96 Die Wirkungsweise der Mundwerkzeuge bei den Seidenraupen BiolZentr, XXXI, 1911 Vergl Physiologie Wirbelloser Tiere Jena, 1913 738 Jordan, H und Hirsch, G Einige vergl -physiol Probleme der Verdauung, etc HandbNormPathJPhysiol, III, 1927 24—101 Jordan, H und Steudel, A Ueb die sekretive und absorptive Funktion der Darmzellen bei Wirbellosen, etc VerhDeutZoolGes, 1911 272—278 Jousset de Belleme, Rech exper sur la digestion des insectes, etc Paris, 1876. 1—96 Rech. sur la fonction des glandes de l'appareil digestif des insectes CRAcadSciParis, LXXXII,

1876: 97—99. Réponse à la réclamation de M. F. Plateau au sujet de la digestion des insectes. Ibid: 461—463. Travaux originaux de physiologie comparée. Paris, 1878. Jucke-nack, A. und Griebel, C. Ueb. den Einfl. strychninhaltiger Nahrung auf Insekten. ZeitUntersNahrGenussMitt, XIX, 1910: 571—573.

Kadletz, N. und Kusmina, L. Stud. üb. den Saugprozess bei Anopheles, etc. ArchSchiffTropHyg, XXXIII, 1929: 335—350. Kake, O. Insekten durchbohren Metallröhren. DeutFörster, XIII, 1931: 120—121. Kawaguchi, E. Ueb. den Dimorphismus der Epithelzellen im Mitteldarm der Seidenraupe, etc. JourDepAgrKyushuUniv-Fukuoka, III, 1931: 47—64. Kawase, S. Carbohydrates in mulberry leaves. JourChemSocJapan, XXXIX, 1918: 245—294. Kawase, S., Suda, K. and Saito, R. The digestive enzymes of the silk worm. Ibid, XLII, 1921: 103—117., 186—235. Kellerman, K. and McBeth, J. The fermentation of cellulose. ZentrBakt, (2), XXXIV, 1912: 485—494. Kellner, O., Sako, T. and Sawano, J. Chem. Unters. üb. die Entwicklung und Ernährung des Seidenspinners. LandwVersuchst, XXX, 1884: 59—86; XXXIII, 1887: 381—392. Kemper, H. Beob. üb. den Stech- und Saugakt der Bettwanze, etc. ZeitDesinf, XXI, 1929: 61—67. Beitr. zur Biol. der Bettwanze, etc. ZeitMorphoOekol, XXIV, 1932: 491—518. ZeitParasKunde, V, 1932: 112—137. Kirbach, P. Ueb. Mundwerkzeuge der Schmetterlinge. ZoolAnz, VI, 1883: 553—558. ArchNaturg, 1884: 78—119. Kleist, F. Nahrungsaufnahme und Kälte beim Bienenvolk. ArchBienenKunde, I, 1919: 1—4. Kneuppel, A. Ueb. Speicheldrüsen von Insekten. ArchNaturg, LII, 1887: 269—303. Kobert, R. Ueb. einige Enzyme wirbelloser Tiere. ArchGesPhysiol, IC, 1903: 116—186. Koch, A. und Weshaar, H. Chem.-biol. Unters. üb. Zuckerfütterungshonige. LeipzigBienZeitFestschrZander, 1933: 102—122. Koehler, A. Ueb. die Einschlüsse der Epithelzellen des Bienenarms, etc. ZeitAngEnt, VII, 1921: 68—91. Neue Unters. üb. den Futtersaft der Bienen. VerhDeutZoolGes, XXVII, 1922: 105—107. Koennemann, R. Ueb. den Darm einiger Limnobiidenlarven. ZoolJahrb, XLVI, 1924: 343—388. Kotlan, A. Ueb. die Blutaufnahme als Nahrung bei den Miallophagen. ZoolAnz, LVI, 1923: 231—233. Kraepelin, K. Ueb. die Mundwerkzeuge der saugenden Insekten. ZoolAnz, 1882: 579. Zur Anat. und Physiol. des Rüssels von Musca. ZeitWissZool, XXXIX, 1883: 683—719. Kratky, E. Morphol. und Physiol. der Drüsen im Kopf und Thorax der Honigbiene, etc. ZeitWissZool, CXXXIX, 1931: 120—200. Krausse, A. Zur Frage der extraintest. Verdauung bei einigen Raubinsekten. ZeitAllgPhysiol, XVII, 1918: 164—167. Kraut, H. (Digestion of wax in Galleria). BiochemZeit, CCXIX, 1934: 205—210. Krijgsman, B. 1930, 1937 cm. § 15. Krijgsman, B. und Windred, G. 1930, 1931, 1933 cm. § 15. Krueger, F. (Peritrophic membrane in Syrphid larvae). ZeitMorphOekol, VI, 1926: 149. Krueger, P. (Digestive enzymes in the gut). ErgPhysiol, XXXV, 1933: 538—572. NaturhistVer, LXXXII, 1925: 51—58. Krukenberg, C. Vers. zur vergl. Physiol. der Verdauung und vergl.-physiol. Beitr. zur Kennt. der Verdauungsvorgänge. UntersPhysiolInstUniv-Heidelberg, II, 1878: 1—45; III, 1880: 1—327. Nachtr. zu meinen vergl.-physiol. Unters. üb. die Verdauungsvorgänge. VerglPhysiolStud, I, 1881: 64—65. Vergl.-physiol. Vorträge, 1886. Kuestenmacher, M. Zur Chemie der Honigbildung. BiochemZeit, XXX, 1911: 237—254. Die Herkunft des Futtersaftes. BienWirthZentr, 1912. Künicke, G. Zur Biol. der kleinen Wachsmotte Achroea, etc. ZeitAngEnt, XVI, 1930: 304—356. Kuster, E. Die Gallen der Pflanzen. Leipzig, 1911. Kuwana, A. The innervation of the alim. canal of the silk worm larva. AnnotZoolJapon, XV, 1935: 247—260.

Lacaze-Duthiers, H. et Riche, A. Mém. sur l'alimentation de quelques insectes gallicoles et sur la production de la graisse. AnnSciNat, (4), II, 1854: 81—105. Ladell, W. Carpenter bees eating lead cable-covers. JourSiamSocNatHist, VIII, 1931: 213—214. LaFace, L. Osserv. sulla nutrizione del Culex, etc. AttiAcadLincei, (6), I, 1925: 51—55. Ric. sulla biol. del Culex, etc. RivMalar, V. 1926: 132—156. Lagerheim, G. Zur Frage der Schutzmittel der Pflanzen gegen Raupenfrass. EntTidskr, XXI, 1900: 209—232. Lambrecht, A. Der Verdauungsprozess der stickstoffreichen Nährmittel, welche unsere Bienen genießen, etc. BienWirthZentr, VIII, 1872: 73—78,

83—89. Langer, J. Beurteilung des Bienenhonigs, etc. ArchHyg, LXXI, 1909: 308. Honigeweiss, Futtersaft und Biene. MünchBienZeit, XXV, 1912: 271. Pollen, Höschen, Bienenbrot. BienWirthZentr, 1915. Lavinia, G. 1834 cm. § 8. Leach, J. The relations of the seed-corn maggot *Phorbia*, etc. Phytopath, XVI, 1926: 149—176. Lederle, P. Die Bedeutung der Mineralstoffe und Vitamine für den tier. Organismus, etc. Biene und ihre Zucht, LVII, 1920: 28. Léger, L. et Duboscq, O. Notes biol. sur les grillons. ArchZoolExpGén, (3), VIII, 1900: 49. Cristalloïdes intranucléaires. Ibid, (3), VII, 1899: 50—56. Sur la régénération épithéliale dans l'intestin moyen de quelques Arthropodes. Ibid, X, 1902. Lemoine, V. Larve d'une espèce du genre *Scymnus*. AnnSocEntFrance, (6), VII, 1887: 4—5. Lengerken, H. *Carabus auratus* L. und seine Larve. ArchNaturg, LXXXVII, A, 3, 1921: 31—113. Extraintestinale Verdauung, VerDeutZoolGes, XXVIII, 1923: 88—90; BiolZentr, XLIV, 1924: 273—295. Léon, N. (Digestion des Culicidés). AnnBiolParis, I, 1911: 7. Ueb. die Speichelpumpe der Culiciden. ZentrBakt, XC, 1923: 361—362. Lester, H. and Lloyd, L. Notes on the process of digestion in tsetse flies. BullEntRes, XIX, 1928, 39—60. Lewis, H. and Jewell, M. The occurrence of lichenase in the digestive tract of invertebrates. ProcSocExpBiolMed, XIV, 1916: 59. Li, J u-C h i, A new food for laboratory cultures of *Drosophila*. Pekin-NatHisBull, V, 1931: 29—31. Licent, E. Rech. d'anat. et de physiol. compar. sur le tube digestif des Homoptères. Cellule, XXVII, 1912: 1—164. Lindegg, G. Le ghian-dole rettale degli Ortoteri. Natura, 1926: 81—100. Linden, M. Morphol. und physiol-chem. Unters. üb. die Pigmente der Lepidopteren. ArchGesPhysiol, IIC, 1903: 1—89. Die gelben und die roten Farbstoffe der Vanessen. BiolZentr., XXIII, 1903. Das rote Pigment der Vanessen, etc. VerDeutZoolGes, XIII, 1903: 53. Neue Unters. üb. die Farben der Schmetterlinge. Leopoldina, XXXIX, 1903: 110—116. Einfl. des Stoffwechsels der Schmetterlingspuppe auf Flügelfärbung und Zeichnung des Falters. ArchRassGesBiol, I, 1904: 477—518. Rech. Morphol., physiol. et chim. sur la matière colorante des Vanesses. AnnSciNatZool, (8), XX, 1905: 295—363. Lindestroem-Lang, K. and Dus-piva, F. (Digestion of keratin in *Tineola*). Nature, 195: 1039—1040. Lineburg, B. The feeding of honey bee larvae. USDepAgrBull, 1222, 1924: 25—37. Livingston, S. and Prince, L. The treatment of chronic osteomyelitis, etc. JourAmerMedAss, IIC, 1932: 1143—1149. Lloyd, H. Saliv. secretions of blood sucking insects, etc. Nature, CXXI, 1928: 13. Locy, W. Anatomy and physiol. of the family Nepidae. AmerNatur, XVIII, 1884: 250—255, 353—367. Loeb, J. The salts required for the development of insects. JourBiolChem, XXIII, 1915: 431—434. The simplest constituents required for growth and completion of the life cycle in an insect, *Drosophila*. Science, XLI, 1915: 169—170. Loeb, J. and Northrop, J. Nutrition and evolution. JourBiolChem, XXVIII, 1916: 309—312. On the influence of food and temperature upon the duration of life. Ibid, XXXII, 1917: 103—121. Loeb, K. Beitr. zur Kennt. der Histol. und Funktion des Hymenopterendarmes. ZeitAllgPhysiol, XVI, 1914: 1—36. Loew, H. Ueb. die Bedeutung des sogen. Saugmagens bei den Zweiflüglern. StettEntZeit, 1843: 114—118. Lotmar, R. (Utilisation of starch and dextrin in the bee). BeeWorld, XV, 1934: 34—36. ArchBienenk, XVI, 1935: 195—204. Lowne, B. 1889—1891, cm. § 2. Ludwig, B. Futtersaft, etc. LeipzigBienZeit, 1896. Ludwig, D. and Fox, H. Growth and survival of Japanese beetle larvae reared in different media. AnnEntSocAmer, XXXI, 1938: 445—456.

Mackerras, M. Observ. on the life histories, nutrit. requirements and fecundity of blow-flies. BullEntRes, XXIV, 1933: 353—362. Mackerras, M. and Freney, M. Observ. on the nutrition of maggots of Australian blowflies. JourExpBiol, X, 1933, 237—246. Madwar, S. (Peritrophic membrane in Mycetophilidae). PhilTransRoySoc, CCXXVII, 1937: 1—110. Maercks, H. 1935 cm. § 15. Maillot, E. et Lambert, F. 1902 cm. § 2. Malabotti, A. Einfl. der Häutungen auf die Fresszeit, etc. RivBiol, XXVI, 1938: 1—2, Malcolm, E. The nutrition of adult mosquitoes. Trans-RoySocTropMedHyg, XXIV, 1931: 465—472. Maluf, N. Physiol. of the alim. tract of Arthropods. RivBiol, XXIV, 1938: 1—62. Manalang, C. Origin of the irritating substance in mosquito bite. PhilippJourSci, XLVI, 1931: 39—43. Mangán, J. On

the mouth parts in some Blattidae. ProcRoyIrishAcad, XXVII, 1908. Mansour, K. The probl. of the nutrition of wood eating insects. CRCongrIntZoolLisbonne, XII, (1935), 1936: 233—241. Mansour, K. und J. Zur Frage der Holzverdauung durch Insektenlarven. ProcAcadSciAmsterdam, XXXVI, 1933: 795—799. Mansour, K. and Mansour-Bek, J. On the digestion of wood by insects. JourExpBiol, XI, 1934: 243—256. (Digestion of wood). BiolRev, IX, 1934: 363—382. (Cellulase in Stromatium). Enzymol, IV, 1937: 1—6. Manunta, C. Sull accumulo quantitativamente diverso, a seconda delle razze, di un miscuglio di carotene e di xantofile nella mucosa intestinale di Bombyx mori. BollZool, VIII, 1937: 39—50. Marchlewski, L. und Urbanczyk, W. Ueb. die Umwandlung des Chlorophylls im tier. Organismus. BiochemZeit, CCLXIII, 1933: 166—172. Marshall, J. and Stanley, J. On the distrib. of air in the oesophageal diverticula and intestine of mosquitoes, etc. Parasit, XXIV, 1932: 369—381. Matsumura, S. Biochem. and genet. studies on some enzyme actions of the larvae of the silk worm, etc. ArchZoolItal, XVI, 1932: 1270—1277. Maurice, A. La Lucilia sericata en thérapeutique. AnnParasit, XIV, 1936: 35—47. McCay, C. The nutrit. requirements of Blattella, etc. PhysiolZoll, XI, 1938: 89—103. McCoquodale, W. Une larve carnivore. RevSci, X, 1898: 153. Nature, LVIII, 1898: 140. McGregor, M. The artif. feeding of mosquitos, etc. TransRoySocTropMedHyg, XXIII, 1930: 329—331. McGregor, M. and Lee, C. Prelim. note on the artif. feeding of mosquitoes. Ibid, XXIII, 1929: 203—204. McKinley, B. The saliv. gland poison of the Aedes, etc. ProcSocExpBiolMed, XXVI, 1929: 806—809. Meinert, F. Om mundens bygning hos larverne of Myrmeleontiderne, Hemerobierne og Dytiscerne. VidMeddNaturhForen Kjöbenhavn, 1879—1880. Melampy, R. et Maynard, L. Nutrit. studies with the cockroach Blattella, etc. PhysiolZool, X, 1937: 36—44. Melampy, R. and McGregor, J. Nutrit. value of certain food for the adult honey bee. JourEconEnt, XXXII, 1939: 721—725. Mellanby, K. 1938 cm. § 15. Mercier, L. Les glandes saliv. des Panorpes sont-elles sous la dépendance des glandes génitales? CRSocBiolParis, LXXXIII, 1920: 470—471. Les papilles rectales des Panorpes. Ibid: 758—760. Meyer, E. Beob. und Vers. an paläarkt. Honigameisen. BiolZentr, XLIII, 1923: 353—404. Meyer, P. Unters. üb. die Aufnahme pflanzlicher Farbstoffe in den Körper von Lepidopterenlarven. ZeitVerglPhysiol, XI, 1930: 173—209; SitzBerAbhGesRostock, (3), II, 1930: 83—94. Miller, Jean and Wilson. The treatment of osteomyelitis with fly larvae. OhioJourSci, XXXII, 1932; JourAmerMedAss, XCVIII, 1932. Milne-Edwards, H. 1859 cm. § 2. Mingazzini, P. Ric. sul canale digerente dei Lamellicorni, etc. MittZoolStatNeapel, IX, 1889—1891: 1—112, 266—304. Minkiewicz, S. The apple sucker, etc. MémInstPolonEconRur, A8, 1927: 457—528. Missiroli, A. I tubuli del Malpighi nell'Anopheles, etc. RivMalar, VI, 1927: 1—7. Moebusz, A. Ueb. Darmkanal der Anthrenus-Larve, etc. ArchNaturg, LXIII, 1897: 89—123. Mollard, M. Comparaison des galles et des fruits au point de vue physiologique. BullSocBotFrance, LIX, 1912: 201—204. Rech. physiol. sur les galles. RevGén-Bot, XXV, 1913: 225—252, 285—307, 341—370. Montalenti, G. L'origine e la funzione della membrana peritrofica, etc. BollIstZoolRoma, VIII, 1930: 36—64. Sulla permeabilità della membrana peritrofica, etc. BollSocItalBiolSper, VI, 1931: 89—94. Gli enzimi digerenti e l'assorbimento delle sostanze solubili nell'intestino delle termiti. ArchZoolItal, XVI, 1932: 859—864. Monzen, K. The woolly apple aphid Eriosoma lanigera, etc. VerhIIIIntEntKongrZürich, 1926: 249—275. Mueller, F. 1938 cm. § 15. Mueller, C. 1924 cm. § 8. Mueller, M. Rhyphus und Mycetobia, mit besond. Berücks. des larvalen Darmes. ZoolAnz, LIII, 1921: 297—304. Mukerji, S. The nature of the blood-meal of Indian Culicoides. ProcIndSciProgr, XXIII, 1936: 358. Physiol. und function of the oesophageal diverticulum in blood sucking Psychodidae. CurrSciBangalore, VI, 1937: 20—21. Muttkowski, R. 1921 cm. § 8.

Nagel, W. Ueb. eiweissverdauenden Speichel bei Insektenlarven. BiolZentr, XVI, 1896: 51—57, 103—112. Napier, L. The artif. feeding of sand flies. IndMedRes, XVIII, 1930: 699—701. Nazari, A. Ric. sulla struttura del tubo digerente e sul processo digestivo del Bombyx mori, etc. RicLabAnatRoma, VII, 1899: 75—85. Needham, J.

The digestive epithelium of dragon-fly nymphs. *ZoolBullChicago*, I, 1897: 104—113. Nelson, J. (Peritrophic membrane in the bee larva). *JourAgrRes*, XXVIII, 1924: 1167—1213. Nelson, J. and Palmer, L. (Phosphorus and vitamine requirements in *Tribolium*). *Ibid*, L, 1935: 849—859. Nelson, J., Sturtevant, A. and Lineburg, B. Growth and feeding of honey bee larvae. *USDepAgrBull*, 1222, 1924: 1—37. Németh, L. Unters. üb. die Wirkung der Brenztraubensäure auf die *Drosophila*, etc. *BiochemZeit*, CCXXXI, 1931: 385—392. Newcomer, E. Some notes on digestion and the cell structure of the digestive epithelium in insects. *AnnEntSocAmer*, VII, 1914: 311—321. Newell, G. and Baxter, E. On the nature of the free cell-border of certain midgut epithelia. *QuartJourMicSci*, LXXIX, 1936: 123—150. Newstead, R. 1924 см. § 15. Nietzke, G. Der Kaumagen einiger Insekten. *AusderHeimat*, XLIX, 1936: 177—179. Nitzulescu, V. Contrib. à l'étude de la pompe salivaire, etc. *Bull-SocPathExot*, XX, 1927: 748—753, 846—857. Consid. sur le rôle des mandibules dans la trompe des insectes piqueurs. *6RéunSocArgentPalRegNorte*, 1931: 501—513. Norman, A. (Digestion of wood in *Xestobium*). *BiochemJour*, XXX, 1936: 1135—1137. Norris, M. 1936 см. § 15. (Nutrition of the adult *Ephestia*). *ProcZoolSocLondon*, 1934: 333—360. A feeding experiment on the adults of *Pieris*, etc. *Ent*, LXVIII, 1935: 125—127. Northrop, J. The rôle of yeast in the nutrition of an insect, *Drosophila*. *JourBiol-Chem*, XXX, 1917: 181—187.

Oka, H. Unters. üb. die Speicheldrüse der Libellen. *ZeitMorphOekol*, XVII, 1930: 275—301. Oshima, M. 1919 см. § 15.

Pagenstecher, A. Die ungeschlechtl. Vermehrung der Fliegenlarven. *Zeit-WissZool*, XIV, 1864: 408—416. Paillet, A. Le processus de la mue dans l'intestin moyen des chenilles du Bombyx du mûrier. *CRAcadSciParis*, CCVI, 1938: 1992—1994. Pantel, J. 1898 см. § 2. Signification des glandes annexes intestinales des larves des Ptychopteridae, etc. *Cellule*, XXIX, 1914: 393—429. Parat, M. et Painlevé, J. Constitution du cytoplasme d'une cellule glandulaire: la cellule des glandes saliv. de la larve du Chironome. *CRAcadSciParis*, CLXXIX, 1924: 543—544. Observ. vitale d'une cellule glandulaire en activité. *Ibid*: 612—614. Parhon, M. Les échanges nutritifs chez les abeilles, etc. *AnnSciNatZool*, (9), IX, 1909: 1—58. Park, O. Stud. on the changes in nectar concentration produced by the honey bee, etc. *ResBullIowaAgrExpSta*, 151, 1932: 211—244. Park, T. The effect of conditioned flour upon the productivity and population decline of *Tribolium*, etc. *JourExpZool*, LXVIII, 1934: 167—183. Some physiol. effects of conditioned flour upon *Tribolium*, etc. *Physiol Zool*, XIII, 1935: 91—115. Parker, R. The collection and utilisation of pollen by the honey bee. *CornellUniv-AgrExpStaMem*, XCVIII, 1926: 55. Parkin, E. (Wood digestion by *Lyctus*). *AnnApplBiol*, XXIII, 1936: 369—400. Passerini, N. Infl. della qualità degli alimenti sull'accrescimento delle larve e sul metabolismo del *Tenebrio*, etc. *AttiAccad-Lincei*, (6), I, 1925: 58—59. Patay, R. Physiol. du cryptonéphridisme chez la larve du coléoptère *Tenebrio*, etc. *BullSocZoolFrance*, LXI, 1936: 207—215. Pax, F. Beob. üb. Beschädig. von Bleikammern durch Holzwespen. *JahresVerSchlesInsKund*, 1921: 1—13. Payne, N. Food requirements for the pupation of two coleopterous larvae, etc. *EntNews*, XLII, 1931: 13—15. Pearce, E. Notes on the feeding habits of some of the British Haliplidae. *EntMonthMag*, LXXIII, 1937: 1—16. Pearl, R. A synthetic food medium for the cultivation of *Drosophila*. *JourGenPhysiol*, IX, 1926: 513—519. Pearl, R., Allen, A. and Penniman, W. Culture media for *Drosophila*, etc. *AmerNatur*, LX, 1926: 357—366. A new synthetic medium and its influence on fertility at different densities of population. *Ibid*. Pearl, R. and Penniman, W. Culture media for *Drosophila*, etc. *Ibid*. Péligot, F. 1851, 1865, 1867 см. § 8. Pepper, J. Catalase activity in army cutworm moths *Chorisagrotis*, etc. *JourEconEnt*, XXV, 1932: 1128—1133. Pertzoff, V. Sur la lipose des chenilles de *Galleria*, etc. *CRAcadSci-Paris*, CLXXXVII, 1928—255. Pesson, P. (Structure of the gut in *Lecanium*). *Bull-SocZoolFrance*, LVIII, 1933: 404—422; LXIX, 1935: 137—152. Petersen, H. Beitr. zur vergl. Physiol. der Verdauung. *ArchGesPhysiol*, CXLV, 1912: 121—151. Die Ernährung der Insekten. *NaturwissWoch*, XXVIII, 1913: 433—437, 449—453. Pet-

k o w, B. Beitr. zur Kennt. der intravitalen Speicherung von Ferrum lacticum. *TravSoc-BulgSciNat*, XIII, 1928: 209—216. Phillips, E. The digestion of the honey bee. *GleanBeeCult*, LII, 1924: 76—79. The utilization of carbohydrates by honey bees. *Jour-AgrRes*, XXXV, 1927: 385—428. Pickles, A. On the metamorphosis of the alim. canal in certain Ephemeroptera. *TransEntSocLondon*, LXXIX, 1931: 263—276. Pictét, A. Action des vapeurs d'alcool éthylique sur le développement et la pigmentation des Lépidoptères. *CRSocPhysHistNatGenève*, XLI, 1924: 33—37. Pierantoni, U. La digest. della cellulosa e del legno negli animali e la simbiosi, etc. *RivFisMatSciNat*, IX, 1934. Pierce, D. The uses of certain weevils and weevil products in food and medicine. *ProcEntSocWashington*, XVII, 1915: 151—154. Piéron, H. De la mise en réserve du saccharose chez le Lasius, etc. *CRSocBiol*, LXII, 1907: 772—773. Pigorini, L. Alcune osserv. sulle funzione intest. della larva del Bombyx mori. *AnnStaz-BacPadova*, XLII, 1917: 50. Sulla presenza di una catalasi nelle uova di Bombyx, etc. *Att ReallstVenet*, LXXXIII, 1924: 33—43. Ulter. osserv. sulla funzione intest. della larva di Bombyx mori. *AnnStazBacPadova*, XLIV, 1925: 146. Planta-Reichenau, A. Sur les abeilles et le miel. *ArchSciPhysGenève*, (6), II, 1879: 344. Beitr. zur Kennt. des biol. Verhält. bei der Honigbiene. *JahrBerGesGraubünden*, XXVIII, 1885: 3—43. Ueb. die Zusammensetzung einiger Nektararten. *ZeitPhysiolChem*, X, 1886: 227. Ueb. den Futtersaft der Bienen. *Ibid*, XII, 1888: 327—354; XIII, 1890: 552—561. Der Futterbrei der Bienen. *Ibid*, XII, 1888: XIII, 1889: 539. Ueb. Honigbildung. *JahrBer-NaturfGesGraubünden*, 1890—1891: 140—148. Ueb. Ameisensäure im Honig. *Ibid*, XXXVI, 1893: 66. Ueb. den wirkli. Ursprung der Ameisensäure im Honig. *Ibid*, XXXVII, 1894: 3. Platania, E. Sulla natura della membr. peritrofica di Reticulitermes, etc. *AttiAccad-Lincei*, (6), XXIV, 1936: 41—53. Sulla origine della membr. peritrofica dell'intestino di Reticulitermes, etc. *Ibid*, (6), XXVI, 1937: 43—46. Ric. sulla struttura del tube digerente di Reticulitermes, etc. *ArchZoolItal*, XXV, 1938: 297—328. Plateau, F. Rech. sur les phénom. de la digestion chez les insectes. *MemAcadRoyBelg*, XLI, 1873: 1—124; XLIV, 1875: 94, 106—113, 119. Note sur les phénom. de la digestion chez la Blatte américaine. *BullAcadBelg*, (2), XLI, 1876: 1206—1233; *CRAcadSciParis*, LXXXIII, 1876: 545—546. Sur la digestion chez les insectes, etc. *Ibid.*, LXXXII, 1876: 340—342. Note addit. au mém. sur les phénom. de la digestion chez les insectes. *BullAcadRoyBelg*, (2), XLIV, 1877: 710—733. Expér. sur le rôle des palpes des Arthropodes maxillés, etc. *Bull-SocZoolFrance*, X, 1885: 67—90. Poisson, R. 1924 cm. § 8. L'épithélium de l'intestin postérieur de la nêpe cendrée, etc. *ArchZoolExpGén*, LXXX, 1939: 77—89. Porta, A. Die Funktion der Leber bei den Insekten. *AllgZeitEnt*, VII, 1902. La funzione epatica negli insetti. *AnatAnz*, XXII, 1903: 447. La funzione pancreaticoepatica negli insetti. *Ibid*, XXIV, 1907: 97—111. Portier, P. Rech. physiol. sur les insectes aquatiques. *CRSocBiol*, LXVI, 1909: 343—345; 1910: 379—382. *ArchZoolExp*, (5), VIII, 1911: 89—379. Digestion phagocytaire des chenilles xylophages des Lépidoptères. *CRSocBiol*, LXX, 1911: 702—704. Dével. complet des larves de Tenebrio molitor, obtenu au moyen d'une nourriture stérilisée, etc. *Ibid*, LXXXII, 1919: 59—60. Poulton, E. The infl. of certain microlepidopterous larvae in preserving the tissue of autumnal leaves. *TransEntSocLondon*, (1925), 1926: 66—67. Pradhan, S. The alim. canal of Epilachna, etc. *JourRoyAsiatSocBengalSci*, II, 1937: 127—156. Pussard, R. Contrib. à l'étude de la nutrition des Psyllides, etc. *BullSocEntFrance*, XXXVII, 1933: 292—297.

Raffy, A. et Busnel, R. Dérivés de la chlorophylle dans les excréments du Leptinotarsa, etc. *CRSocBiol*, CXXVI, 1937: 682—685. Ramdohr, K. Abhandl. üb. die Verdauungswerkzeuge der Insekten. Halle, 1811: 1—221. Rammé, W. Die Bedeutung des Proventriculus bei Coleopteren und Orthopteren. *ZoolAnz*, XXXVIII, 1911: 333; *ZoolJahrb*, XXXV, 1913: 419—453. Zur Lebensweise von Pseudagenia. *SitzBerGesNaturfFrBerlin*, 1920: 130—132. Randall, M. and Dooddy, T. Termites, etc. *UnivCalifPress*, 1934: 99—104. Rathsamhausen, J. L'aliment. de l'abeille. *RevZoolAgrAppBordeaux*, XXI, 1922: 37—42, 93—96, 110—119, 174—182, 194—198. Rayment, T. The stingless bees of Australia. *VictNatMelbourne*, XLVIII, 1932: 183—189, 203—212, 246—254; XLIX, 1932: 9—15, 39—42, 104—107. Regen, J.

Der Kropf von *Liogryllus*, etc. *SitzBerAkadWien*, (3), CXXX—CXXXI, 1922: 21—23. Regener, E. Erfahrung ü. den Nahrungsverbrauch der grossen Kiefernraupe. *Magdeburg*, 1865. Reidenbach, R. Wie Kommt die Ameisensäure in den Honig? *Pfäz-BienZeit*, LII, 1911. Rengel, C. Ueb. die Veränderungen des Darmepithels bei *Tenebrio molitor* während der Metamorphose. *ZeitWissZool*, LXII, 1896: 1—60. Ueb. die period. Abstossung und Neubildung des gesamten Mitteldarmepithels, etc. *Ibid*, LXIII, 1898: 440. Zur Biologie des *Hydrophilus*, etc. *BiolZentr*, XXI, 1901. Ueb. den Zusammenhang von Mitteldarm und Enddarm bei den Larven, etc. *ZeitWissZool*, LXXV, 1903: 221—232. Renger, J. *Physiol. Unters. ü. den tier. Haushalt des Insekten*. Tübingen, 1817: 1—82. Richter, O. Ueb. das Erhaltenbleiben des Chlorophylls, etc. *ZeitPflanzKrank*, XXV, 1915. Ripper, W. Zur Frage des Celluloseabbaues bei der Holzverdauung xylophager Insektenlarven. *ZeitVerglPhysiol*, XIII, 1930: 314—333. Robert, F. Stud. on the feeding methods and penetration rates of *Myzus*, etc. *AnnApplBiol*, XXVII, 1940. Roberts, E. The clinical application of blow-fly larvae. *SciMonth*, XXXIV, 1932: 531—536. Robertson, T. Observ. on the physiol. of fly's intestine. *SouthAustralTransRoySoc*, XLIV, 1920: 97—109. Robinson, W. Allantoin a constit. of maggot excretions, etc. *JourParas*, XXI, 1935: 354—358. Rocques, X. Sur la variation de quelques diastases pendant la métamorphose chez un Trichoptère, etc. *CRAcadSciParis*, CIL, 1909: 319—321. Rech. biométr. sur l'influence du régime alim. chez un insecte, etc. *AssFrançAvancSci*, XL, 1912: 566—578. Roubaud, E. Rech. sur les *Aucheromyies*, *Calliphorines* à larve suceuse de sang, etc. *BullSciFranceBelg*, XLVII, 1913: 105—202. Des phénom. d'hystolyse larvaire postnypale et d'alimentation imaginale autotrophe ches le moustique, etc. *CRAcadSciParis*, CXCIV, 1932: 389—391. Roy, D. The physiol. and function of oesophageal diverticula and the salivary glands in mosquitoes. *IndJourMedRes*, XIV, 1927: 995—1004. On the function of the pharyngeal ridges in the larvae of *Calliphora*, etc. *Parasit*, XXIX, 1937: 143—149. The physiol. of digestion in larvae of *Gastrophilus*, etc. *Ibid*: 150—162. The physiol. of digestion in larvae of bee-wax moth *Galleria*, etc. *ZeitVergPhysiol*, XXIV, 1937: 638—643. Rummel, L. Beitr. zur Experimentalbiologie. *EntZeit*, XLV, 1931: 158—159. Rungius, H. Der Darmkanal der imago und Larve von *Dytiscus*, etc. *ZeitWissZool*, IIC, 1911: 179—287.

Sadones, J. L'appareil digestif et respiratoire larvaire des Odonates. *Cellule*, XI, 1896: 271—325. Salvi, M. Ric. sull'epitelio del mesointestino di *Locusta*, etc. *BollSocNatNapoli*, XXXV, 1924: 143—150. La membrana peritrofica, etc. *BullZoolTorino*, VIII, 1937: 147—149. Samtleben, B. Zur Kennt. der Hist. und Metamorphose des Mitteldarmes der Stechmückenlarven. *ZoolAnz*, LXXXI, 1929: 97—109. Sandias, A. Gli enzimi degli insetti. *RivItalSciNat*, XXVIII, 1908: 49—55. Sanford, E. Experiments on the physiol. of digestion in Blattidae. *ProcSocExpBiolMedNewYork*, XIII, 1916: 193; *JourExpZool*, XXV, 1918: 355—401. Saunders, L. (Intestin in *Forcipomyia*). *Parasit*, XVI, 1924: 164—212. Savastano, L. Rapp. biopath. della mosca delle arance, *Ceratitis capitata*, etc. *AnnStazSperAgrumFruttAcireale*, II, 1914: 97—128. Sawamura, S. Invest. on the digestive enzymes of Lepidoptera. *BullCollAgricTokyo*, IV, 1904: 337—347. Stud. on the digestive enzymes of Lepidoptera. *RepJapSericAss*, CXLI, 1904: 20—25. Sayce, O. On the struct. of the alim. system of *Gryllotalpa*, etc. *ProcRoySocVictoria*, (2), XI, 1899: 113—129. Sayle, H. The metabolism of insects. *QuartRevBiol*, III, 1928: 542—553. Scheiber, S. *Vergl. Anatomie und Physiologie der Oestriden-Larven*. *SitzBerAkadWissWien*, XLV, 1862: 39—64. Schiemenz, P. Ueb. das Herkommen des Futtersaftes und die Speicheldrüsen der Bienen, etc. *ZeitWissZool*, XXXVIII, 1883: 71—135. Schimmer, F. Beitr. zu einer Monogr. der Gryllodeengattung *Myrmecophila*, etc. *ZeitWissZool*, LXXXIII, 1909: 409—534. Schlötkke, E. Unters. ü. die Verdauungsfermente der Insekten. *ZeitVerglPhysiol*, XXIV, 1937: 210—247, 422—450, 463—482. Schlueter, C. Beitr. zur Physiol. und Morphol. der Verdauungsapparates der Insekten. *ZeitAllgPhysiol*, XIII, 1912: 155—200. Schmitt, J. The feeding mechanism of adult Lepidoptera. *SmithsonMiscColl*, LXXXVII, 1938: 1—28. Schmitz, H. *Nepenthes-Phoriden*. *ArchHydrobiol*, IX, 1932: 449—471.

- Schneider, R. 1888 cm. § 8. Schoenfeld, E. Die physiol. Bedeutung des Magenmundes der Honigbiene. ArchAnatPhysiol, 1886: 451—458. Die Ernährung der Honigbiene. Freiburg und Leipzig, 1897. Schuch, K. Beobach. üb. die Biol. des Maikäfers. ArchPhysiolAngEnt, II, 1935: 157—174. Beitr. zur Ernährungsphysiol. der Larve des Hausbockkäfers Hylotrupes, etc. ZeitAngEnt, XXIII, 1937: 547—558. Schuette, L. Die Metamorphose von Hydromia, etc. venus. Greifswald, 1921. Schulz, F. Verdauungsdrüsen nied. Tiere. Handb. Bioch, IV, 1924. Die Verdauung der Raupe der Kleidermotte, Tinea, etc. BiochZeit, CLXV, 1925: 124—129. Schulze, P. Der chitin. Gespinnstfaden der Larve von Platydemia, etc. ZeitMorphOekol, IX, 1927: 333—340. Scott, H. A ptinid beetle Trigonogenius globulum Solier breeding in argol. BullEntRes, XII, 1921: 133—134. Sedlacek, W. Ueb. den Darmkanal der Scolytiden. ZentrGesForstwesen, XXVIII, 1902: 1—23. Seemans, H. and McMillan, E. JourEconEnt, XXVIII, 1935: 421. Ségué, E. Étude sur la Muscina, etc. BullMusHistNat, XXIX, 1923: 310—317. Seillière, G. Sur une diastase hydrolysant la xylane dans le tube digestif de cert. larves de Coléoptères. CRSocBiolParis, LVII, 1905: 940—941. Sella, M. Relaz. della compagna antianofelica di Funicino, 1919, etc. AnnIgiene, XXX, 1920: 81—314. The antimalarial campaign at Fumicino, etc. InternJourPublHealth, Geneva, I, 1920: 316—343. Semichon, L. Sur l'épithélium de l'intestin moyen de quelques Mellifères. BullMusHistNat, IX, 1903. La sécrétion dans l'intestin moyen du Bombus, etc. Ibid, VIII, 1903: 527—529. Serres, M. Observ. sur les usages de diverses parties du tube intest. des insectes. Ibid, IX, 1813: 89—114, 213—253, 339—369. Seurat, L. Contrib. à l'étude des Hyménoptères entomophages. AnnSciNatZool, (8), X, 1899: 1—159. Shannon, R. The use of nutrient agar for rearing dipterous larvae. AmerJourTropMed, II, 1922: 555—557. Sharif, M. On the life history and the biol. of the rat-flea. Nosopsyllus, etc. Parasit, XXIX, 1937: 225—238. Shinoda, O. Einige Beob. üb. die Ernährungsbiol. der wilden Seidenraupen. etc. MemCollSciKyotoUniv, B, II, 1926: 117—127. Contrib. to the knowl. of intest. secretion in insects. Ibid: 93—116; ZeitZellforMicrAnat, V, 1927: 278—292; JourBioch, XI, 1930: 345—367. On the digest. enzymes of insects. ShimazuPamphKyoto, CXII, 1929: 1—11. (pH of the intestine). Anniv-VolMasumi Chikashige, 1930. On the starch digestion in the silkworm. AnnotZoolJap, XIII, 1931: 117—125. Simroth, H. Ueb. den Darmkanal der Larven von Osmoderma, etc. ZeitGesNaturw, LI, 1878: 493—518. Einige Bemerk. üb. die Verdauung der Kerfe. Ibid: 826—831. Sinéty, R. Prétendue absorption de graisse par le jabot chez les blattes. BullSocEntFrance, 1901: 255—256. Rech. sur la biol. et anat. des Phasmes. Cellule, XIX, 1901: 119—278. Sirodor, S. Rech. sur les sécrétions chez les insectes. AnnSciNat, (4), X, 1859: 141—189, 251—334. Sitowski, L. Biol. Beob. üb. Motten. BullAcadSciCraovie, 1905: 535—548. Exper. Unters. üb. vitale Färbung der Microlepidopterenlarven. Ibid, 1911: 775—790. Slueter. Beitr. zur Physiol. und Morphol. des Verdauungsapparates der Insekten. ZeitAllgPhysiol, XIII, 1911. Smith, F. The nature of the sheath material in the feeding punctures produced by the potato leaf hopper, etc. JourAgrRes, XLVII, 1933. Smith, K. Invest. of the nature and cause of the damage to plant tissue resulting from the feeding of Capsid bugs. AnnApplBiol, VII, 1920. A compar. study of the feeding methods of certain Hemiptera, etc. Ibid, XIII, 1926: 109—139. Smith, L. Growth, reproduction, feeding and wing development of the mealy plum Aphid, etc. JourAgrRes, LIV, 1937: 345—364. Snipes, B. and Tauber, O. Time required for food passage through the alim. tract of the cockroach, etc. AnnEntSocAmer, XXX, 1937: 377—284. Snyder, T. Insect metal workers. NatureMag, VIII, 1926: 277—280. Sokolovskii, E. Sur la nutrit. des mites des abeilles Galleria, etc. CRSocBiol, CXIX, 1935: 186—189. Solfi, M. Ric. sull'epitelio del mesointestino di Locusta, etc. BollSocNatNapoli, XXXV, 1923: 143—151. Sondék, S. (The pharyngeal glands of the honey bee). SbornVysSkolZemedBrne, C, 1927: 1—63. Speyer, W. Die Ernährungsmodifikationen der Organismen, etc. BeitrTierkBraun, 1924: 15—20. Spooner, C. A study of the catalase content of codling moth larvae. BullNatHisSurvIllinois, XVI, 1927: 443—446. Springer, F. Ueb. das Polymorphismus bei den Larven von Miastor etc. ZoolJahrb, XL, 1915: 57—116. Stammer, H. (Peritroph.

Membran in Tabanidae). *ZeitMorphOekol*, I, 124: 121—170. *Staudenmayer*, T. und *Stellwaag*, F. Ueb. die Wasserstoffionenkonzentration und das Bufferungsvermögen des Darmes, etc. *ZeitAngEnt*, XXVI, 1940: 589—607. *Stelniceanu*, E. Sulla continuità e discontinuità dell'alimentazione nel baco da seta. *AnnStazBacolSperPadova*, XLVI, 1931: 389—397. *Steudel*, A. Absorption und Sekretion im Darm von Insekten. *ZoolJahrb*, XXXIII, 1913: 165—222. *Stober*, W. Ernährungsphysiol. Unters. an Lepidopteren. *ZeitVerglPhysiol*, VI, 1927: 530—565. *Storey*, H. (Punctures and saliva in Aphids). *ProcRoySoc*, B, CXXV, 1938: 455. Invest. of the mechanism of the transmission of plant viruses by insect vectors; the insect saliva. *Ibid.*, CXXVII, 1939. *Storey*, H. and *Nichols*, R. Defecation by a Jassid, etc. *ProcRoyEntSocLondon*, XII, 1937: 149—150. *Strasburger*, M. Bau, Funktion und Variabilität des Darmtractus von *Drosophila*, etc. *ZeitWissZool*, CXL, 1932: 539—649. *Straus*, J. Ueb. das Vorkommen einiger Kohlenhydratfermente bei Lepidopteren und Dipteren, etc. *ZeitBiol*, LII, 1908: 95—106. Die chem. Zusammensetzung der Arbeitsbiene und Drohnen, etc. *Ibid*, LVI, 1911: 347—397. *Strebel*, O. Biol. Stud. an einheim. Collembolen, etc. *ZeitWissInsBiol*, XXIII, 1928: 135—143. Biol. und physiol. Unters. an *Hypogastrura*, etc. *ZoolAnz*, 1929: 97—107. *Strickland*, E. (Peritrophic membrane in *Simulium*). *JourMorph*, XXIV, 1913: 43—106. *Stuhlmann*, F. Beitr. zur Kennt. der Tsetsefliegen *Glossina*, etc. *ArbGesundAmt*, XXVI, 1907: 301—383. *Suckow*, F. Verdauungsorgane der Insekten. *ZeitOrganPhys*, III, 1828: 1—82. *Šulc*, K. Ueb. Respiration Tracheensystem und Schaumproduktion der Schaumzikadenlarven. *ZeitWissZool*, IC, 1911: 147—188. Ueb. die Atmung und Schaumbildung der Aphrophorinenlarven. *BiolListy*, 1912: 69. *Sun*, *Pen-Tson*. Rech. cytol. sur les cellules intest. du ver-à-soie. *Lyon*, 1928: 1—66. *Swingle*, H. Digest. enzymes of an insect. *OhioJourSci*, XXV, 1925: 209—218. Digest. enzymes of the oriental fruit moth. *AnnEntSocAmer*, XXI, 1928: 469—475. *Swingle*, M. Anat. and physiol. of the digest. tract of the Japanese beetle. *JourAgrRes*, XLI, 1930: 181—196. A qualit. analysis of the digest. secretions of the larva of the Japanese beetle etc. *JourEconEnt*, XXIII, 1930: 956—958. Notes on digestion in seven species of insects. *AnnEntSocAmer*, XXIV, 1931: 177—180. Hydrogen ion concentration within the digestive tract of certain insects. *Ibid*: 489—495. The infl. of soil acidity on the pH value of the contents of the digest. tract of Japanese beetle larvae. *Ibid*: 496—502. *Symes*, C. and *McMahon*, J. The food of tsetse flies *Glossina*, etc. *BullEntRes*, XXVIII, 1937: 31—42.

Tahir-Bey, E. Rech. histophysiol. sur la tube digestif du ver à soie, etc. *BullHist. ApplPathTechMicr*, VI, 1929: 361—370. *Takeushi*, T. and *Inouye*, R. On the existence of an enzyme in the silk worm which produces ammonia, etc. *JourCollAgrUnivTokyo*, I, 1909: 15—20. *Tate*, P. and *Vincent*, M. Infl. of light on the gorging of *Culex*, etc. *Nature*, CXXX, 1932: 366—367. *Tchang-Yung-Tai*. Les rénovations successives, partielles et totales de l'épithélium de l'intestin moyen, etc. *CRSocBiol*, XCVIII, 1928: 204—205. La structure du tube digestif et les rénovations successives de l'épithélium, etc. *Ibid*: 580—588. La structure et les rénovations successives de l'épithélium du mésentéron chez l'embryon, etc. *Ibid*, C, 1929: 809—812. Sur l'origine, le développement et la structure des cellules calyciformes dans l'intestin, etc. *BullSocZoolFrance*, LIII, 1928: 56—60. Sur l'origine de la membrane péritrophique dans l'intestin moyen, etc. *Ibid*, LIV, 1929: 255—263. Sur la localisation de l'absorption intestinale et le comportement des cellules absorbantes, etc. *CRAcadSciParis*, CLXXXVIII, 1929: 93—95. Rech. sur l'histogénèse et l'histophysiologie de l'épithélium de l'intestin moyen, etc. *BullBiolFranceBelg*, XII, 1929: 1—144. *Thiel*, P. La nourriture des larves de *Anopheles*, etc. *BullSocPathExot*, XXI, 1928: 551—574, 687—693, 797—807. *Vergl. Unters.* an den Vormagen von Käfern. *ZeitWssZool*, CXLVII, 1937: 395—432. *Thoeni*, J. Die Verwendung der quantit. Präzipitinreaktion bei Honiguntersuchungen, *MittGebLebensMittHygienSchweizGesung*, II, 1911: 80—123. *Thomson*, M. and *Hammer*, O. The breeding media of some common flies. *BullEntRes*, XXVII, 1936: 559—587. *Thorpe*, W. (Nutrition of *Psylopa petrolei*). *TransEntSocLondon*, LXXVIII, 1930: 331—343. (Nutrition of *Cryptochaetum*). *ProcZoolSocLondon*, 1930: 929—971. The biology

of the petroleum fly. *Science*, LXXIII, 1931: 101—103. Petroleum bacteria and the nutrition of *Psilopa*, etc. *Nature*, CXXX, 1932: 437. (Nutrition of *Cryptochaetum*). *Quart Jour-MicSci*, LXXVII, 1934: 273—304. Tirelli, M. Studi sulla fisiol. del condrioma e del lacunoma nelle cellule intest. di *Bombyx mori*. *AttiAccNuoviLincei*, LXXXII, 1929: 138—150. Titschack, E. Stud. üb. die Kleidermotte. *Umschau*, 1921: 709—711. Beitr. zu einer Monogr. der Kleidermotte *Tineola*, etc. *ZeitTechnBiol*, X, 1922: 1—168. Unters. üb. das Wachstum, den Nahrungsverbrauch und die Eierzeugung, etc. *ZeitMorphoekol*, XVII, 1930: 471—551. Keratinverdauung bei steriler Mottenaufzucht. *ZoolAnz*, XCIII, 1931: 3—6. Tocco-Tocco, L. Une observ. qui pourrait aider à comprendre le phén. de l'absorption intest. de la graisse. *ArchIntPhysiol*, XXV, 1925: 101—108. Tosi, A. Observ. sulla valvola del cordia, etc. *RicLabAnatUnivRoma*, V, 1895: 1—26. Observ. sur la valvule du cardia, etc. *ArchItalBiol*, XXV, 1896: 53—58. Towarnicki, R. Ueb. den Hakenapparat am Vorderende des Schmeissfliegenlarven *Galliphora*, etc. *BullIntAcadCracovie*, 1936: B, II: 547—566. Traegårdh, I. Hvarpå beror bladminerarnes förmåga att om hösten konservera klorofyllet i bladen. *EntTidskr*, XXXIV, 1913: 149—190. Trager, W. (Cellulose digestion in termites and cockroaches). *Bioch Jour*, XXVI, 1932: 1762—1771. Trappmann, W. Die malpig. Gefässe von *Apis*, etc. *ArchBienkunde*, V, 1923: 177—189. Anat. und Physiol. des Zwischendarmes von *Apis*, etc. *Ibid*: 190—203. Die Bildung der peritroph. Membran bei *Apis*, etc. *Ibid*: 204—212. Die Rectaldrüsen von *Apis*, etc. *Ibid*: 213—220. Treviranus, G. Resultate einiger Unters. üb. den inneren Bau der Insekten. *AnnWetterauGes*, I, 1809: 169—177. Ueb. das Saugen und das Geruchsorgan der Insekten. *Ibid*: 111, 1812, 147—161; 1814: 334—344. Vermischte Schriften anat. und physiol. Inhaltes. Göttingen, 1816—1817. Tursini, G. Un primo passo nella ricerca dell'assorbimento intestinale degli Artropodi. *RendRealAcadSciFisMatNapoli*, XVI, 1877: 95—99.

Ullmann, T. Ueb. die Einwirkung der Fermente einiger Wirbellosen auf polymere Kohlenhydrate. *ZeitVerglPhysiol*, XVII, 1932: 520—536. Urech, F. Chem-analyt. Unters. an lebenden Raupen, Puppen und Schmetterlingen und ihren Sekreten. *ZoolAnz*, XVIII, 1890: 254—260, 272—280, 309—314, 334—341. Result. d'analyses chim. de la nourriture et des excréments de la chenille de *Vanessa*, etc. *SocHelvetSciNatZürich*, III, V, 1896; *ArchSciPhysNat*, (4), II, 1896: 622. Beitr. zu eine vergl. Gewichtsstatistik der Bestandteile von *Vanessa urticae* und *antiopa* — Excrement, etc. *IIIZeitEnt*, III, 1898: 53—55, 65—67.

Vallé, L. Sur les glandes saliv. des Muscides, etc. *ArchZoolExp*, (3), VII, 1899. Vangel, E. Beitr. zur Anat., Histol. und Physiol. des Verdauungsapparates des Wasserkäfers *Hydrophilus*, etc. 1886: 111—126, 190—208. Vaternahm, T. Zur Ernährung und Verdauung unser einheim. Geotrupes, etc. *ZeitWissInsBiol*, XXX, 1924: 20—27. Verson, E. 1890 cm. § 8. Il succo gastrico nel baco da seta. *BollBachicolt*, VII, 1881. (Absorption in the hind gut in silk worm). *ZeitWissZool*, LXXXII, 1905: 523—600. Vignon, P. Critique de la théorie vésiculaire de la sécrétion. *ArchZoolExp*, (2), VII, 1899: 17—25. Rech. de cytol. générale sur les épithéliums. *Ibid*, (3), IX, 1901: 371—715. Visart, O. Contrib. allo studio dell tubo digerente degli Arthropodi, etc. *AttiSocToscanaSciNat*, VII, 1891: 277—285; XIII, 1894: 20—54. Vogel, R. Beitr. zur Anat. und Biol. der Larve von *Lampyrus*, etc. *ZoolAnz*, XXXIX, 1912: 515—519. Beitr. zur Kennt. des Baues und der Lebensweise der Larve von *Lampyrus*, etc. *ZeitWiss-Zool*, CXII, 1915: 291—432. Zur Kennt. des Baues und der Funktion des Stachels und des Vorderdarmes der Kleiderlaus *Pediculus*, etc. *ZoolJahrb*, XLII, 1921: 229—258. (Extraintest. Verdauung bei *Lampyrus*). *ZeitWissZool*, CXII, 1925: 291—432. Ueb. die Bezieh. zwischen Süßgeschmack und Nährwert von Zuckern und Zuckeralkoholen bei der Honigbiene. *ZeitVerglPhysiol*, XIV, 1931: 273—347. Voinov, D. Epithélium digestif des nymphes d'*Aeschna*. *BullSocSciBucarest*, VII, 1898: 49—52. Rech. physiol. sur l'appareil digestif et le tissu adipeux des larves des Odonates. *Ibid*: 472—493. Volmer, O. Kleidermotten als Fresser lebender Zecken. *ZeitAngEnt*, XVIII, 1931: 161—174.

Wasmann, E. Die Larvenernährung bei den Ameisen. *MemAccadLincei*, (2), VI, 1923: 67—87. Watterston, J. On the crop contents of certain Mallophaga. *ProcZool*

SocLondon, 1926: 1017—1020. Weber, H. Zur vergl. Physiol. der Saugorgane der Hemipteren, etc. ZeitVerglPhysiol, VIII, 1928: 145—186. Vergl. funktionsanat. Unters. anatypischen Beissmandibeln von Insekten, etc. BiolZentr, LIX, 1939: 541—566. Wehrmeister, H. Beitr. zur Kennt. der Cecidomyidenlarven, etc. ZoolJahrb, IL, 1924: 299—334. Weil, E. (Peritroph. Membran, Rektaldrüsen). ZeitMorphOekol, XXX, 1935: 438—378. Weinland, E. 1905—1912, см. § 132. Verdauung und Resorption bei Wirbellosen. Oppenheimer, HandbBioch, III, 2, 1909: 299—343. Weismann, A. Die Metamorphose der Corethra, etc. ZeitWissZool, XCI, 1866. Weiss, H. 1914, 1920, 1922, 1924, 1926 см. § 15. Welch, P. The physiol. of insect metabolism. AnnEntSocAmer, XXI, 1928: 476—488. Werner, E. Die Ernähr. der Larve von Potosia, etc. ZeitMorphOekol, VI, 1926: 150—207. Werner, F. Die relat. Darmlänge bei Insekten, etc. BiolZentr, XIV, 1894: 116—119. Wertheimer, L. Sur la struct. du tube digestif de l'Oryctes, etc. CRSocBiol, (8), IV, 1887: 531—532. Weyer, F. Ueb. die Technik der Bestimmung des von Stechmücken gesogenen Blutes, etc. EntBeih, I, 1934: 76—83. Epithelerneuerung im Mitteldarm der Termiten, etc. ZeitMorphOekol, XXX, 1935: 648—672. Wheeler, W. (Saliv. secretion in ant larvae). ProcAmerPhilSoc, LVII, 1918: 283—343. Whitcomb, W. and Wilson, H. Mechanics of digestion of pollen by the adult honey bee, etc. ResBullWisconsinAgrExpSta, XCII, 1929: 1—27. White, G. Production of sterile maggots for surgical use. Pap7AnnMeetAmerSocParasit, 1931. Wiedemann, J. Die Zelluloseverdauung bei Lamellicornierlarven. ZeitMorphOekol, XIX, 1930: 228—258. Wigglesworth, V. Digestion in the cockroach. BiochemJour, XXI, 1927: 791—811; XXII, 1928: 150—161. Digestion in the tsetse fly. Parasit, XXI, 1929: 288—321. Observ. on the furau, Cicindelidae, of Northern Nigeria. BullEntRes, XX, 1930: 403—406. Some notes on the physiol. of insects related to human disease. TransRoySocTropMedHyg, XXIII, 1930: 553—570. The formation of the peritrophic membrane, etc. QuartJourMicSci, LXXIII, 1930: 593—616. Digestion in Chrysops, etc. Parasit, XXIII, 1931: 73—76. The physiol. of excretion in a blood sucking insect. Rhodnius, etc. JourExpBiol, VIII, 1931: 411—451. On the function of the so called rectal glands of insects. QuartJourMicSci, LXXV, 1932: 131—150. (Water uptake by anal papillae). JourExpBiol, X, 1933: 1—37. Chloride uptake by anal papillae. Ibid, 1938: 235—247. Wilde, K. Unters. üb. den Kaumagen, etc. ArchNaturg, XLIII, 1877: 135—172. Wilke, E. Fettkörper, Speicheldrüse und Vasa Malpighii der Blattwespenlarven. ZoolAnz, LII, 1921: 249—254. Wilson, S. (Starch and invasion of wood by Lyctus). AnnApplBiol, XX, 1933: 661—690. Wilson, E., Doan, C. and Miller, D. The Baer maggot treatment of osteomyelitis. JourAmerMedAss, IIC, 1932: 1149—1152. Witalczil, E. Zur Anat. der Aphiden. ArbZoolInstUnivWien, IV, 1882. Der Saugapparat der Phytophthiren. ZoolAnz, 1886. Wong, Wai-Sing. On supplementing the mulberry diet of silkworms, etc. LingnanSciJour, X, 1931: 273—278. Wood, J. Notes on the earlier stages of the Neptculae, etc. EntMonthMag, (2), V, 1894. Woodman, H. The rôle of cellulose in nutrition. BiolRev, V, 1930: 275—295. Woodruff, B. Stud. of the epithelium lining the coeca and midgut, etc. JourMorph, LV, 1933: 53—80. Wright, W. On the function of the oesophag. diverticula, etc. AnnTropMedParas, XVIII, 1924: 77—82. Wuelker, G. 1927 см. § 57. Nahrungsaufnahme und Stoffwechsel bei blutsaug. Insekten. InternEntZeit XXII, 1927: 311—314.

Yamafuji, K. Ueb. die Verdauungsenzyme der Seidenraupen, etc. BullAgrChemSocJapan, VIII, 1932: 156—159. Yonge, C. The digestion of cellulose by invertebrates. SciProgress, XX, 1925: 242—248. Feeding mechanisms in the invertebrates. BiolRev, III, 1928: 21—76. Yorke, W. and Macfie, J. The action of the saliv. secretion of mosquitoes and of Glossina tachinoides on human blood. AnnTropMedParas, XVIII, 1924: 103—108.

Zabinski, J. Observ. sur l'élevage des cafards nourris avec des alim. artificiel. CRSocBiol, XCIV, 1926: 545—548. Élevage des blattides soumis à une alim. artificielle. Ibid, IIC, 1928: 73—77. Nouv. rech. sur l'élevage des blattides soumis à une alim. artificielle. Ibid: 78—80. Observ. sur la croissance des blattes, etc. ActaBiolExpVarsovie, II, 1928: 123—163. The growth of blackbeetles and of cockroaches on artificial and on

incomplete diets. JourExpBiol, VI, 1929: 360—386. Z a i t s c h e k, A. Vers. üb. die Verdaulichkeit des Chitins, etc. ArchGesPhysiol, CIV, 1904: 612—623. Z a n d e r, E. Stud. üb. die Honigbiene. ZeitWissZool, LXXV, 1903; LXXXXVI, 1906. Ein Beitr. zur Frage der Honigbildung. MünchBienZeit, 1909. Z i e g e r, R. Zur Kennt. Katalase der niederen Tiere. BiochZeit, LXIX, 1915: 39—110. Z i l c h, A. Zur Frage des Flimmerrepithels bei Arthropoden. ZeitWissZool, CXLVIII, 1936: 89—132. Z i m m e r m a n n, A. Ueb. Ambrosiakäfer, etc. ZentrBakt, XX, 1908: 716—724. Z w e i g e l t, F. Beitr. zur Kennt. des Saugphänomens der Blattläuse, etc. Ibid, XLII, 1915: 265—335. Blattlausgallen, etc. Ibid, XLVII, 1917: 408—535. Gallenbildung, etc. VerhDeutGesAngEnt, 1928.

Глава VI

ПРОМЕЖУТОЧНЫЙ ОБМЕН В ГЕМОЛИМФЕ

Состав и свойства гемолимфы

§ 58. Вводные положения. — Пищевые вещества, обработанные пищеварительным процессом, поступают у насекомых в общую полость тела, где подвергаются, до своего усвоения, дальнейшим изменениям, описываемым как явления промежуточного обмена. Протоплазма тканевых клеток уединена от общей среды соседними клетками; отсюда следует, что обмен веществ в клетках тела должен совершаться сквозь них самих, то есть питательные вещества должны доставляться к клеткам в жидком виде и экскреты их выделяться также в виде растворов. Общей жидкой средой в организме позвоночного является кровь. Морфологически она понимается как движущаяся в замкнутой системе сосудов жидкая ткань с погруженными в нее свободными клетками; с физиологической точки зрения к этому определению прибавляют, что главной функцией этой жидкой и подвижной ткани является перенос веществ обмена с места их поступления в тело на места их потребления, а затем и выделения. Через посредство полостных жидкостей, в том числе и крови позвоночных, осуществляется также связывание атмосферного кислорода и его транспорт в недра тела параллельно со связыванием углекислоты, выделенной всем телом, и ее выделением наружу. Полостные жидкости должны рассматриваться поэтому как органы промежуточного обмена.

Рядом с кровью отмечается присутствие внутритканевой, межклеточной и не циркулирующей правильно жидкости — лимфы, часто представляющей просто жидкую часть ткани, к которой эта жидкость принадлежит (Bernard). Жидкость, циркулирующая в сосудистой системе насекомых, наполняющая полость их тела и омывающая их органы, хотя в значительной мере и подходит под понятие о крови, выработанное в физиологии позвоночных, но лишь отчасти; и это потому, что она не заключена в замкнутой системе сосудов и не может быть отличена от той жидкости, которая наполняет межклеточные и межтканевые пространства, просачивается сквозь стенки капилляров, смешивается с продуктами жизнедеятельности клеток, то есть от лимфы; в этой полостной, целомической жидкости насекомых нет также тех специализированных и содержащих дыхательный пигмент

клеток — эритроцитов, которые составляют столь выраженную черту строения крови позвоночных. Поэтому, вследствие несовпадения характеристики крови позвоночных и жидкости в сосудистой системе и в полости тела насекомых, предложено называть кровь насекомых осторожным термином «гемолимфы»,¹ в котором подчеркнуто сходство полостной жидкости насекомых как с кровью, так и с лимфой позвоночных, или, может быть, точнее с суммой функций их обеих. По аналогии с позвоночными жидкую часть гемолимфы называют ее плазмой, клеточным же ее элементам дают общее наименование гемоцитов.

§ 59. Свойства гемолимфы. — Гемолимфа насекомых представляет водянистую и мало вязкую жидкость прозрачную или мутноватую, разнообразной, но почти всегда слабой окраски, быстро меняющейся на воздухе; жидкость иногда с заметным запахом и вкусом. Удельный вес гемолимфы приводится: для *Dytiscus* от 1.25 до 1.027 (Barrat и Arnold), для гусеницы тутового шелкопряда от 1.032 (Fredericq), через 1.037—1.039 (Ducseschi) до 1.041 (Nazari), в среднем 1.037; для молочайного бражника 1.031 (Moklowska, Heller); для личинки пчелы 1.045 (Bishop); для гусеницы *Prodenia* 1.032 (Babers). Запах гемолимфы сравнивается: с запахом солода при прибавлении аммиака у *Dytiscus*, с запахом гниющего сена у *Hydrophilus* (Barrat и Arnold), с запахом опийной настойки у *Coccinellidae*, или вообще с запахом пищевого растения у растениеядных форм; часто запах бывает специфическим, ни с чем не сравнимым. Вкус гемолимфы обычно отсутствует, иногда же, наоборот, он очень острый, горький и резкий.

Количество гемолимфы иногда ничтожно, и она не выступает из тела как жидкость ни при поранении, ни даже при вскрытии, например у взрослых мух, перепончатокрылых, бабочек; наоборот, в других случаях, как у прямокрылых и гусениц, она изобильно вытекает и при легком поранении. Вообще личиночные фазы несравненно богаче гемолимфой, чем имагинальные (Landois): у последних, особенно после голодания, вся жидкость гемолимфы может совершенно рассосаться; следует добавить, что мало подвижные формы в общем также богаче гемолимфой, чем формы деятельные и подвижные. Для гусеницы тутового шелкопряда общее количество гемолимфы измеряется в 20% ее веса в возрасте от 34 до 42 дней ее жизни (Fredericq, Nazari); вес гемолимфы личинки пчелы равен от 25 до 30% ее веса: из 35 личинок можно добыть 1 куб. см гемолимфы (Bishop); из куколок капустницы через укол добываются следующие количества: из 14 куколок светлой окраски, в 4.71 г веса, 0.8 куб. см; из 14 куколок средней окраски, в 4.34 г веса, 0.8 куб. см; из 14 куколок темной

¹ Гидролимфа многих беспозвоночных, главным образом водных, не содержит белков, не является дыхательной жидкостью и несет только функции питания и экскреции; гемолимфа богата органическими веществами и, в частности, белками, несет дыхательные пигменты в растворе и выполняет функции питания, экскреции и дыхания, кровь представляет сложную систему жидкости и погруженных в нее оформленных элементов разного значения и обладает весьма постоянным составом; лимфа есть жидкость межклеточных пространств всего тела; физиологически и терминологически гемолимфа эквивалентна крови плюс лимфа позвоночных.

окраски, по 3.99 г веса, 0.75 куб. см, и из 14 куколок зеленых, по 3.32 г веса, 0.75¹ куб.см; эти числа дают в среднем для веса гемолимфы около 25% веса тела (Brecher). Обобщенно для гусениц приводится от 20 до 40% веса тела (Richardson); для гусеницы *Prodenia* в среднем от 0.07 до 0.2 куб. см (Babers). При содержании воды в теле черного таракана в 68% на долю гемолимфы из этого количества падает треть (Haber). Среднее число для общего объема гемолимфы у таракана *Periplaneta fuliginosa* по методу разбавления дает 0.035 куб. см, то есть 0.069 г на 1 г веса тела, а по методу фильтровальной бумаги 0.027 куб. см, то есть 0.047 г на 1 г веса тела, или около 5% этого веса (Yeager и Tauber).

Добывание гемолимфы совершается или путем надрезов и уколов и давления на покровы, или срезанием конечностей, например у жуков и прямокрылых (Landois), или же путем вставления канюли в спинной сосуд, например у крупных личинок *Oryctes* (Fredericq).

Реакция гемолимфы в старых исследованиях оценивается различно: или ее находят «обычно щелочной» (Miall и Denny), или «вообще не щелочной» (Geyer), или «ясно щелочной», причем после нагревания щелочность падает (Landois), или, для гусениц и куколок бабочек, кислой, причем кислота ее летуча и извлекается эфиром (Poulton),¹ или нейтральной, например у некоторых бабочек (Poulton) и клопа *Pyrhocoris* (Schultze). Для гусениц и куколок *Pieris brassicae* и *Vanessa urticae* гемолимфа отмечается слабо кислой (Brecher). Для *Dytiscus* ее щелочность измерена соответствующей п : 30 соляной кислоты; у *Hydrophilus* слабо щелочная реакция соответствует п : 40 соляной кислоты (Barrat и Arnold); для гусеницы тутового шелкопряда реакция указана кислой, соответствующей 0.46 г щавелевой кислоты на 100 г гемолимфы (Nazari). Для бабочек *Anthrocera* и *Ino* указывается реакция сильно кислая (Rossi), которая ставится в связь с долгой сопротивляемостью этих насекомых отравлению цианистым водородом. Тирозиназа (§ 80), извлекаемая из гемолимфы насекомых, получается всегда кислой (Przibram и Brecher). Обычно при прибавлении к гемолимфе едкого кали и нагревании выделяется свободный аммиак (Barrat и Arnold).

Подробнее исследовано значение pH. Для гусеницы тутового шелкопряда приводятся следующие числа: 6.6—6.8 (Jameson и Atkins), 6.4—7.2 (Glaser), 5.9—6.4 (Fink), 6.22—6.63 (Epstein), 6.82 (Ongaro), 6.7—6.8 (Демяновский, Гальцова и Рождественская); для куколки его же даются числа в 6.86 (Ongaro) и 6.7—6.8 (Демяновский, Гальцова и Рождественская); для бабочки 6.6—6.7, с повышением кислотности в последний день жизни; в яйце при откладке pH равно 7.1—7.2, при зимовке 6.55—6.60, при выходе гусеницы 7.15—7.20 (Демяновский, Гальцова и Рождественская). Установлены: значительное падение кислотности при линьке, постоянное половое различие в 0.02—0.05, при котором величина для самки все время выше величины для самца. Значение pH тесно связано с активной

¹ Указывалось, что кислая реакция в этом случае зависит от кислоты, может быть муравьиной (Poulton); о присутствии в гемолимфе свободной мочевой кислоты сказано в § 65.

реакцией пищи, и с увеличением кислотности в последней оно падает; высший предел активной кислотности пищи, совместимый с жизнью гусеницы, равен для тута рН 5.70—6.00 и для скорцонеры 5.4—5.9, при рН жидкости в зобу в 7.8—8.0; при заболевании пеприной рН повышается до 7.05—7.30; при желтухе понижается; при облучении ультрафиолетовой частью спектра и ртутной лампой она не изменяется (Демяновский, Гальцова и Рождественская).¹

Для прямокрылых определения рН гемолимфы дают в среднем 7.10, для жуков 6.85, для чешуекрылых 6.53 (Fink).

Для прямокрылых средняя величина выведена из следующих наблюдений: *Melanoplus femur-rubrum* 7.02; *M. differentialis* 7.11 (Fink), 7.2—7.6 (Glaser), 6.35—6.81 (Bodine); *Dissosteira carolina* 6.85 (Bodine), 7.25 (Fink); *Schistocerca* 6.60 (Bodine); *Locusta migratoria* 7.3 (Скрябина); *Microcentrum retinerve* 7.07, *Gryllus luctuosus* 6.94, *Conocephalus brevipennis* 7.15 (Fink); *Calliptamus italicus* 7.1 (Ненюков и Тареева); *Periplaneta americana* 7.5—8.0 (Glaser).

Для жуков средняя величина выведена из следующих наблюдений: *Cotinis nitida* 7.14, *Popillia japonica* 6.85, *Pheletes agonus* 6.91, *Leptinotarsa decemlineata* 6.62, *Harpalus caliginosus* 6.98, *H. pennsylvanicus* 6.90, *Tenebrio molitor* 7.00 (Fink), 6.71 (Резниченко), *Diabrotica duodecimlineata* 6.50 (Fink).²

Для чешуекрылых средняя величина выведена из следующих наблюдений: *Pieris rapae* 6.55—6.64, *Malacosoma americanum* 6.50 (Fink) или 6.4—7.4 (Glaser); *Heliothis obsoleta* 6.56, *Plusia brassicae* 6.55, *Datana ministra* 6.35, *Agrotis ypsilon* 6.60 (Fink); *Deilephila euphorbiae* 6.4 (Heller); *Galleria mellonella* 6.52—6.66 (Резниченко), *Pieris brassicae* 6.4—6.7 (Brecher); *Spilosoma* и *Arctia* 6.0—6.6 (Беляев); *Agrotis segetum* 6.8 (Скрябина); *Prodenia eridania* 6.40—6.67 (Babers).

Из перепончатокрылых для личинки пчелы даны величины от 6.77 до 6.93, в среднем 6.83 (Bishop) или 6.39 (Резниченко) и 6.70 (Hoskins и Hargison). У личинок ручейников значение рН очень постоянно, резистентно по отношению к изменениям рН воды и лежит около 7 или слегка ниже; у *Limnophilus flavicornis* рН изменяется в течение личиночного периода (Krey); для *Chaetoptera* и *Anabolia* рН равно 5.0 (Scheffler).

При этом все данные значения указываются или постоянными, например у чешуекрылых, при самых разных условиях (Brecher), или изменчивыми, у прямокрылых, но не стоящими ни в каком отношении к полу и возрасту (Bodine), или изменчивыми даже индивидуально, от щелочного значения до кислого, например у прусака (Haber). Постоянство рН по расам и генерациям указывается для тутового шелкопряда, но к моменту окукливания

¹ Есть указание, что перенесение насекомых из жидкостей с рН в 7.0 в жидкости с рН в 9.0 не вызывает у них видимого эффекта (Philip).

² В руках других наблюдателей определение рН гемолимфы у жуков дало в среднем значения от 6.2 до 7.2; у плотоядных форм выше, чем у растительноядных, и у старых имаго выше, чем у молодых; половых различий нет, равно как и смена питания и обстановки влияния на рН не оказывают (Kocian и Špaček).

гемолимфа становится кислее, причем это изменение реакции представляет, может быть, результат действия продуктов гидролиза жиров тела (Эпштейн). Связь рН гемолимфы и рН кишечника отмечена только на немногих жуках, прямокрылых и гусеницах; в первых двух группах рН кишечника слабо кислая, а гемолимфы слабо щелочная; в то время как в кишечнике гусениц рН сильно щелочная, а в гемолимфе слабо кислая (Скрябина; § 22); подробнее эти весьма существенные взаимоотношения не прослежены.

§ 60. Общий состав гемолимфы. — Жидкая часть гемолимфы, соответствующая на первый взгляд плазме крови, не идентична этой последней, так как при отсутствии у насекомых лимфатической системы все всасываемые в кишечнике вещества поступают прямо в жидкость полости тела, то есть в гемолимфу. Тем менее, конечно, позволительно, хотя это ошибочно иногда и делают, отождествлять ее с сывороткой, которая остается после свертывания крови и выделения из нее фибрина. Жидкое состояние плазмы, несмотря на большое количество в ней белков, обусловлено не столько сравнительно большим содержанием в ней воды, которой не очень многим меньше и в других сочных паренхиматозных органах, сколько главным образом тем, что белки плазмы образуют растворимые гидрозоли.

Общий состав гемолимфы¹ выражается в нижеследующих отношениях. Старые и мало достоверные данные (Griffiths) приводятся в табл. 9.

Таблица 9

	<i>Pieris</i>	<i>Noctua</i>	<i>Vanessa</i>	<i>Smerinthus</i>	<i>Lucanus</i>	<i>Dytiscus</i>
Воды	88.49	88.09	87.94	88.21	88.29	88.85
Сухого остатка	11.51	11.91	12.06	11.70	11.71	11.65
В нем белков	7.89	8.10	8.08	7.92	8.20	8.17
„ солей	3.62	3.81	3.88	3.87	3.51	3.48

в процентах, для гемолимфы; более новые, но отрывочные данные приводятся в табл. 10, в процентах, для тутового шелкопряда (Dutto):

Таблица 10

	Гусеница	Куколка	Бабочка
Воды	81.58	64.33	73.15
Солей	1.52	1.41	1.52
Жиров	2.14	4.30	5.70

Другими авторами для гемолимфы той же гусеницы приводятся следующие числа, в процентах: воды 88.289 (Fredericq); сухого остатка от 8.703

¹ Химический состав гемолимфы чрезвычайно изменчив в зависимости от явлений метаморфоза; большинство приводимых данных, если не сделано оговорки, относится к гемолимфе личиночных фаз.

(Fredericq) до 9.963 (Ducceschi) и до 11.711 (Nazari), в среднем 10.22; в нем общее содержание азота 0.833 (Nazari), солей 6.025 сухого остатка следовательно 0.705 на вес гемолимфы (Nazari), или 6.112 сухого остатка, то есть 0.609 на вес гемолимфы (Ducceschi). В начале каждого личиночного периода, когда гусеница не принимает пищи, замечается относительное повышение воды в плазме и, наоборот, постепенное падение ее в периоды обильного приема пищи; иногда в этом отношении наблюдаются половые различия, то в пользу самца, то в пользу самки (Kuroda). У кастрированных женских гусениц тутового шелкопряда надрез дает в два или три раза больше гемолимфы, чем у гусениц нормальных или кастрированных мужских; также у первых содержание золы в гемолимфе выше, равно как и содержание цинка в ней повышено и держится таким вплоть до выхода бабочек; у всех гусениц это содержание цинка в гемолимфе вообще в четыре раза больше, чем в ее плазме (Akao).

Довольно полный общий анализ гемолимфы дан в последние годы для гусеницы *Prodenia eridania*; числа его, в миллиграммах на 100 куб. см, следующие (Babers):

Небелкового азота	401.4	Серы в эфирах	0.4
Общего азота	568.4	Серы не белковой вообще . . .	44.4
Аминоазота	235.2	Хлора	119.8
Белковых тел	1043.8	Хлора в виде поваренной соли .	197.5
«Креатинина»	8.0	Фосфора вообще	123.3
Мочевины	6.2	Фосфора неорганического . . .	17.59
Мочевой кислоты	14.8	Редуцирующих веществ . . .	65.9
Калия	155.0	Редуцирующих веществ, сбра- живаемых дрожжами . . .	11.1
Натрия	51.2	То же, не сбраживаемых . . .	54.8
Кальция	36.75	Молочной кислоты	Следы
Магния	17.2	Гликогена	3.29
Меди, всего	4.93	Липоидов	320.5
Меди в свободном от белка фильтрате	2.94	Фосфолипидов	99.0
Меди в белковом осадке . . .	1.99	Холестерола	12.8
Серы неорганический	30.7		

Для гемолимфы *Dytiscus* приводится от 6.6 до 10.4% сухого остатка, а для *Hydrophilus* 11.6 (Barrat и Arnold).

Для состава солей гемолимфы приводится табл. 11, в процентах (Griffiths).

Таблица 11

	<i>Pieris</i>	<i>Noctua</i>	<i>Vanessa</i>	<i>Smerin- thus</i>	<i>Lucanus</i>	<i>Dytiscus</i>
Fe ₂ O ₃	0.10	0.09	0.11	0.09	0.10	0.08
CaO	2.02	2.96	2.06	2.43	2.25	2.21
MgO	1.00	1.12	1.09	1.13	1.16	1.09
K ₂ O	4.12	4.09	4.06	4.10	4.20	4.17
Na ₂ O	43.48	44.03	43.62	43.29	44.00	43.62
P ₂ O ₅	3.21	3.61	3.50	3.40	3.32	3.41
SO ₃	2.91	2.86	2.87	2.92	2.83	2.80
Cl	43.16	41.30	42.69	42.64	42.14	42.62

По другим данным и на других объектах, именно на куколках капустницы и *Sphinx pinastri*, гемолимфа содержит, в миллиграммах на 100 куб. см: натрия очень мало, калия 137.8, кальция 33, магния 56, хлора 59.5, общего фосфора 207 и неорганического фосфора 66; при этом помы не дают различий в числах (Brecher). Из указаний на качественный состав золы гемолимфы можно привести следующие: серу, хлор и железо для гусеницы *Pieris* (Brecher); калий, натрий, магний, фосфор, хлор и железо для *Timarcha* (Carlier и Evans); калий, натрий, магний, кальций, медь, фосфор, мышьяк, хлор и железо для многих насекомых (Muttkowski).

Содержание калиевой щелочи в гемолимфе имаго *Leptinotarsa decemlineata* определено в 1.11%; щелочный резерв в 8—10% от углекислоты сходен с таковым других сухопутных фитофагов, но значительно меньше, чем у водных насекомых (Busnel и Drilhon). Из катионов натрия, повидимому, всегда в значительной мере заменен калием; в грамм-процентах: у личинок пчелы — натрия 0.012—0.017, калия 0.095 (Bishop); у куколки соснового бражника — натрия следы, калия 0.138 (Brecher); у гусеницы *Saturnia pavonia* — натрия 0.007, калия 0.153 (Drilhon); у млекопитающих отношение между натрием и калием обратное. Гемолимфа куколок бабочек вообще описывается богатой не натрием, но калием; большое содержание калия характерно также для яйцевых их клеток; слабое содержание в гемолимфе бикарбонатов, вероятно, компенсируется фосфатами (Drilhon). Кальций часто находится в гемолимфе в виде фосфатов и оксалата (de Bono, Schulz), выкристаллизовывающихся при высыхании; фосфор — в виде соединений ортофосфорных (Mayer). Кальция, в грамм-процентах: у личинки пчелы 0.014 (Bishop), у куколки соснового бражника 0.033 (Brecher), у гусеницы *Saturnia pavonia* 0.028 (Drilhon), в общем больше, чем у млекопитающих. Магния: у личинки пчелы 0.19—0.22 (Bishop), у куколки соснового бражника 0.056 (Brecher), у гусеницы молочайного бражника 0.044 (Heller), то есть значительно больше, чем у млекопитающих. В гемолимфе пчелиной личинки много фосфора — до 31 мг на 100 куб. см, причем больше 70% связано с липоидами, при 83.5 липоидного фосфора на 100 куб. см (Bishop, Briggs и Ronzoni); приводятся и другие числа: 0.025 мг на 0.014 куб. см и 0.0216 мг на 0.0115 куб. см (Hoskins и Harrison).

При спектроскопическом анализе гемолимфы прусака, наряду с присутствием титана, меди, цинка и других элементов, марганец не указан (Haber).

Специфическая проводимость гемолимфы, определенная для гусениц капустницы и крапивницы, соответствует 1/20-молярному раствору хлористого натрия; количество хлора в гемолимфе соответствует 1/35-молярному раствору. Количество карбонатов в гемолимфе этих насекомых очень незначительно — до 1/1000-молярного раствора, но содержание фосфатов велико; оно и обуславливает буферность гемолимфы (Brecher; см. ниже); значительная буферность указывается и для гемолимфы личинок пчелы (Bishop).

Буферность гемолимфы насекомых, то есть ее способность противодействовать изменениям pH и удерживать его величину, признается зна-

чительной (Brecher, Bishop, Wigglesworth, Graig и Clark); при этом из буферных систем крови животных — карбонатной, фосфатной и белковых¹ — в гемолимфе надо отметить преимущественное действие системы фосфатной (Swingle) и, повидимому, белковой, так как содержание бикарбонатов в гемолимфе низко (Brecher, Duval); впрочем, определенно высказаться по поводу системы буферности, повидимому, еще нельзя (Hoskins и Harrison, Staudenmayer и Stellwaag).

§ 61. Осмотическое давление. — Осмотическое давление жидкостей тела зависит от растворенных в них солей и вообще электролитов, несравненно меньше — от коллоидов; для характеристики его наичаще указывается понижение точки замерзания Δ .² Так, для *Dytiscus* приводится Δ в 0.77° , соответствующая молекулярной концентрации $m : 32$; для *Hydrophilus* 0.647° , соответствующая $m : 28$ (Barrat и Arnold), для *Dytiscus circumcinctus* 0.56° , для *D. marginalis* 0.95 , для *Cymatopterus striatus* 0.69 ; для *C. paykulli* 0.56° , для *Acilius sulcatus* 0.49 (Backmann); для *Dytiscus laticornis* и *D. marginalis* от 0.56 до 0.57° , соответствующее 0.95 процентному раствору хлористого натрия (Widmark); для *Cybister latemarginalis* 0.93° , для *Hydrous piceus* 0.82° , для личинок *Chironomus* 0.85 — 0.86° ; для *Tanypus* 0.85° (Беляев и Бириштейн), для гусеницы *Pothetria dispar* 0.48° ; для *Decticus albifrons* 0.50° (Polimanti), для тутового шелкопряда от 0.66° до 0.72° , для личинки пчелы от 0.86 до 0.87° , а при ее окуклинии — от 0.75 до 0.80° (Bishop), для гусеницы *Saturnia* 0.56° (Duval), для гусеницы *Deilephila* 0.78 — 0.84° (Heller), для гусеницы *Prodenia cridania* 0.84° (Babers).

В общем молекулярная концентрация гемолимфы у насекомых довольно высока; и если вместо чисел температурной депрессии Δ дать числа в виде процентов концентрации хлористого натрия того же осмотического дав-

¹ Буферность полостных жидкостей у животных обусловлена наличием в них систем карбонатной ($\text{H}_2\text{CO}_3 + \text{NaHCO}_3$), фосфатной ($\text{NaH}_2\text{PO}_4 + \text{Na}_2\text{HPO}_4$) и белковых (Н-белок — На-белок); из них первая из трех является наиболее сильной; главной же буферной системой является система гемоглобин—оксигемоглобин. У насекомых наблюдается избыток фиксированного основания, например у куколки соснового бражника 0.096 г основных эквивалентов против 0.046 г кислотных, т. е. избыток 0.050 г на литр; этот избыток в известной мере связан в виде бикарбонатов, но главным образом скомбинирован с белками и органическими кислотами (Brecher).

² Делаются определения Δ также и непрямым путем — смешиванием гемолимфы с эритроцитами кролика, определением с гематокритом (Hedin) объема эритроцита и подыскиванием затем концентрации раствора хлористого натрия, нужной для вызова того же изменения объема эритроцита, и определение температуры замерзания уже этого раствора (Backmann); таким же путем ведут определения и с эритроцитами человека (Widmark). Для перевода значения Δ на атмосферы осмотического давления дана формула $(\Delta \times 22.4\%) : 1.85 = \text{atm}$; таким образом, гемолимфа личинки майского жука при Δ в 1.005 дает 12.16 атмосфер, а гемолимфа *Tipula* при Δ в 0.658 дает 7.97 атмосфер (Munkelt). При опытах с замораживанием и охлаждением насекомых с целью определения температурных пределов возможности их оживания получена (Бахметьев так называемая «Критическая точка», с подъемом температуры к точке, более близкой) к нулю, чем к окружающей сильно охлажденной среде; эта точка соответствует моменту затвердения гемолимфы; от этих опытов перейти к оценке осмотического давления трудно (Schulz).

ления, то она выражается следующими числами: для личинки пчелы 1.5 (Bishop), имаго *Dytiscus* 1.25 и *Hydrophilus* 1.05 (Barrat и Arnold), для разных водных жуков 0.8—1.9 (Backmann), гусеницы *Saturnia pavonia* 0.9 и куколки *Sphinx ligustri* 1.15 (Portier и Duval), личинки *Ephemera* 0.69—1.0 (Fox и Baldes), личинок комаров 0.75—0.89 (Wigglesworth), против 0.9 для млекопитающих. Осмотическое давление гемолимфы у личинок, куколок и свежее вышедшего *Anopheles maculipennis messeae* довольно постоянно, и вызываемая им депрессия температуры колеблется между 0.5 и 0.7°; через испарение давление повышается, но после приема крови или воды выравнивается; во время созревания яиц оно повышается, но после откладки яиц снова падает до нормы; следовательно, самки при откладке яиц пьют воду; богатые жировым телом осенние самки обнаруживают слегка повышенную депрессию сравнительно с летними; у зимующих самок величина депрессии доходит до 2° с лишком; летом она колеблется от —0.6 до —1.42°, а зимой до —2.6° (Виноградская).

Наряду с солями в поддержании осмотического давления в значительной мере участвуют также органические вещества, в особенности мочевины и сахара; и вообще, по мнению некоторых исследователей, осмотическое давление может оказаться временно очень сильно повышенным именно через накопление недоокисленных метаболитов при недостатке кислорода (Wigglesworth). Своеобразно, что из общей молекулярной концентрации неожиданно малая часть, иногда не более 4.2% и редко более 15%, падает на хлориды (Portier и Duval); наоборот, фосфатов очень много, равно как известковых и магниевых солей (Brecher).¹

§ 62. Осморегуляция. — Необходимо признать, что величина осмотического давления полостных жидкостей у водных животных и величина градиента, существующего у них между внутренней и внешней средой, являются результатом осморегуляционных механизмов в деятельности всасывающей и особенно выделительной систем. При их отсутствии наблюдается полная изотония, безо всякого градиента. Внутреннее осмотическое давление у пресноводных животных в общем всегда значительно выше осмотического давления пресной воды. Поэтому вода постоянно поступает внутрь тела и выделяется органами экскреции. Но нормальное осмотическое давление внутри тела поддерживается не только выведением из тела воды, но и путем поглощения ионов из среды, часто несмотря на ничтожность их содержания в ней. Факт активного поглощения ионов в особенности доказателен в тех случаях, когда поглощение происходит против градиента концентрации; из катионов активно поглощаются особенно ионы

¹ Хлоридов, выраженных в виде хлористого натрия (в процентах): у имаго *Dytiscus* 0.37, а у гусеницы *Cossus* 0.04 (Portier и Duval), у гусеницы капустницы 0.16 (Brecher), у личинки пчелы 0.19 (Bishop), у личинки *Culex* 0.28 (Wigglesworth), в то время как у млекопитающих 0.6. Фосфатов, в миллиграмм-процентах: у имаго *Dytiscus* 10.5, у гусеницы *Attacus* 12—15.5, у гусеницы *Cossus* 11.5 (Duval и Portier), у гусеницы *Sphinx* 66 (Hollande), у личинки пчелы 31 (Bishop), то есть в 5—20 раз больше, чем у млекопитающих.

натрия. У личинок *Chironomus plumosus* активная адсорбция ионов является функцией анальных сосочков (Koch и Krogh, Koch).

Осмотическое давление у перечисленных на стр. 179 водных жуков оказывается специфичным для вида и постоянным при данных условиях: оно не изменяется у них вместе с осмотическими условиями обитаемой ими водной среды, что наблюдается у других водных животных; водных жуков и некоторых личинок стрекоз надо причислить поэтому к гомоосмотическим или идиотоническим (Backmann, Dekhuizen) формам.¹ В гипотонических растворах эти насекомые живут довольно долгое время, но к гипертоническим чувствительны; таковы личинки стрекоз, выказывающие малую сопротивляемость к гипертоническим растворам, хотя могущие днями оставаться без воды на воздухе и жить в солоноватых бассейнах. У жуков, если их поместить в крепкие солевые растворы или в сухое пространство, указанные гомоосмотические свойства исчезают при явлениях тяжелых расстройств: после суточного пребывания в 2°-м или 3°-м растворе поваренной соли или двухсуточного в 31.62°-м растворе сахара *Dytiscus circumcinctus*, *Cymatopterus striatus* и *Acilius sulcatus* оказываются паретическими, причем глубина пареза пропорциональна осмотическому давлению гемолимфы; Δ достигает от 0.72 до 1.81°; последнее число, повидимому, летально. При содержании в сухом пространстве Δ у *D. circumcinctus* достигает через двое суток 1.435°, что вызывает глубокие парезы; своеобразно, что даже 6°-й раствор мочевины, соответствующий 3°-му раствору хлористого натрия, через 43 часа не вызывает концентрации гемолимфы у *D. circumcinctus*; подобное отношение к мочеине известно и у позвоночных. К гипотонии, как уже сказано, жуки мало чувствительны, и даже в дистиллированной воде *D. circumcinctus* выживает несколько суток, не обнаруживая и после 288 часов пребывания падения осмотического давления; попытка его приучения к постепенному переходу к более насыщенным, чем в обычно обитаемой им воде, растворам не дали благоприятных результатов; у стрекоз осмотическое давление за время всего метаморфоза остается неизменным, несмотря на полную смену условий жизненной обстановки (Backmann). Виды, живущие в солоноватых и соленых водах, несомненно, обладают способностью регулировать свое осмотическое давление; так, *Sigara lugubris*, живущая в солоноватой воде с 0.5—1.8° солей, выдерживает давление в 1.2° по хлористому натрию, с депрессией в 0.7°, не повышая его; родственные формы *S. distincta* и *S. fossarum* являются гомоосмотическими только в пресной воде, где и живут нормально (Claus).

¹ По отношению состава крови или гемолимфы как солевой среды к солевому составу окружающей воды животные могут быть поделены на группы со следующей терминологией (Dekhuizen): «гализотонические» формы безусловно зависят в солевом составе своей крови от состава и концентрации солей среды, — таковы простейшие и некоторые ракообразные; «метизотонические» формы имеют то же, что и окружающая вода, осмотическое давление, но не тот состав солей, — таковы акулообразные; «идиотонические» формы обладают и осмотическим давлением и составом солей, отличными от среды, — таковы костистые рыбы и пресноводные беспозвоночные, а среди них и насекомые.

Личинки *Aedes detritus* в гипертонических растворах выдерживают свое нормальное осмотическое давление даже при 6⁰/₀ хлористого натрия у них давление не повышается более чем на 13—14⁰/₀ (Beadle)

Многие наблюдения указывают, что некоторая адаптация гемолимфы к осмотическим условиям среды в природной обстановке происходит. Так, виды *Halobates* живут в Тихом и Атлантическом океанах при 35⁰/₀-м растворе солей (Eschscholtz),¹ *Hydroporus*, *Hydrophilus spinosus* и *Dytiscus lineatus* живут в высококонцентрированных соленых озерах (Ahrens, Leprieur); *Gyrinus marinus* постоянно обитает в морской воде (Lacordaire), *Agabus bipustulatus*, *A. punctatus* и *Acilius sulcatus* найдены в соленом озере при 13⁰/₀-м растворе (Brique), виды *Hydrovatus*, *Ochthebius* и *Hydrophilus* обнаружены в соленых озерах при концентрации от 38 до 1137⁰ (Blanchard), *Dytiscus marginalis* и *Hydrophilus piceus* выживают в 31⁰/₀-м растворе, но *Cymatopterus fuscus* гибнет в нем через 7 дней (Florentin); есть наблюдения, будто *Dytiscus marginalis* выживал в 5⁰/₀-м растворе поваренной соли до 17 дней и даже в 10⁰/₀-м 9 дней (Gadeau de Kerville), береговой жук *Ochthebius quadricollis* является галобионтом эйрихалинным и выдерживает соленость от 0 до 14⁰/₀ (Beier). В калифорнийских озерах с соленостью гораздо выше морской личинки жуков, двукрылых и ручейников выносят огромные осмотические давления и их изменения в крайне широких пределах (Thorpe). Личинка сырной мухи *Protophila casei* выносит якобы даже насыщенный раствор поваренной соли. Своеобразно указание, что личинки *Ephydra* живут в соленых озерах при концентрации в 35⁰/₀, вероятно, они непроницаемы для этой воды, а вода их тканей является метаболической (Baas-Becking). Экологические описания даны для многих жуков галофилов и галобионтов (Lengerken).

Такие же, общего характера наблюдения сделаны над личинками и куколками комаров. Так, например, *Anopheles elutus* выносит большее содержание поваренной соли, чем *A. maculipennis*, а *A. superpictus* занимает между ними среднее положение, средняя концентрация выносимых для этих видов растворов лежит между 58 и 146 поваренной соли (Face), а для *A. elutus* — от 15 до 20 (Vidale и Sepulcri), массовое развитие личинок *Anopheles* наблюдается там, где вода содержит от 30 до 40 мг кальция на литр при pH в 7.72, воды с pH в 4.04 содержит очень мало личинок (Сморозинцев и Адова), вообще же личинки комаров выдерживают значительные колебания в содержании углекислоты, хлоридов, сульфитов, карбонатов и свободного и связанного аммиака, равно как выдерживают они и постоянные колебания pH в естественных пределах, хотя при внезапном его изменении быстро гибнут (Senior-White, Rudolfs, Rudolfs и Lackey), выживание их зависит, главным образом, от состояния микрофлоры бассейна (Rudolfs и Lackey), личинки *Culex*, *Aedes* и *Anopheles* хорошо развиваются при pH от 7.2 до 7.6, *Anopheles maculipennis* при 7.4 (Бирюков), в общем личинки *Anopheles* выдерживают pH от 5.5 до 8 и при pH в 8.0 оказываются наиболее благоприятными растворы в *m* 8, а при pH от 5.8—6.8 растворы в *m* 16 и *m* 3, растворы крепче чем в *m* 4 являются губительными для яиц (Kligler), смещения pH при стерильных условиях выносятся личинками *Aedes* в широких пределах, так что pH в при-

¹ Немногие насекомые, живущие в морской и океанической воде, повидимому гомоосмотичны: молекулярная концентрация их гемолимфы не зависит от таковой воды (Wigglesworth)

родных условиях является, очевидно, лишь показателем благоприятных или неблагоприятных биологических условий среды (McGregor).

Личинки *Chironomus* и *Culex* способны поглощать ионы хлора через покровы из пресной воды; но это поглощение происходит только на анальных сосочках, так называемых «анальных жабрах», которые представляют собой осморегуляционные органы; ионы брома поглощаются ими медленнее (Koch). Регуляция осмотического давления и участие в нем хлоридов рассмотрены на личинках комаров *Aedes aegypti* и *Culex pipiens*; это давление при нормальном питании соответствует 0.8—0.89‰ по хлористому натрию; среднее содержание хлоридов по хлористому натрию у *Aedes* равно 0.3‰, у *Culex* 0.28‰; в среде с содержанием хлористого натрия до 0.75‰ содержание хлоридов и величина осмотического давления остаются постоянными; в гипертонической морской воде обнаруживается повышенное давление до изотонии с окружающей водой и выживание до давления в 1.5‰ по хлористому натрию; обратно, при голодании давление падает с нормы в 0.85 до 0.7, и если голодание происходит в воде без хлоридов, то содержание последних падает с нормального уровня по хлористому натрию в 0.3‰ до 0.05‰, и в то же время общее осмотическое давление падает мало — до 0.65—0.70; вероятно, что утрата хлоридов компенсируется освобождением в гемолимфу других веществ, может быть аминокислот; анальные сосочки в свободной от солей воде сильно увеличиваются и, наоборот, уменьшаются при повышении концентрации; в соленой воде у личинок падает способность поглощать хлориды и «запасать» их; в слабых растворах, несмотря на уменьшение объема сосочков, эта способность тотчас восстанавливается (Wigglesworth). Осморегуляционный механизм исследовался также по личинке *Chironomus thummi*; ее гемолимфа изотонична 1—1.2‰-му раствору хлористого натрия; широта осморегуляции определялась взвешиванием по отношению к воде; она доходит от 0 до 1‰ и совершается преимущественно через толстую кишку; после наложения лигатуры на задний конец тела личинка при увеличении веса вздувается и становится упругой; повышение осмотического давления во внешней среде прекращает действие анального затвора; проникание воды в тело есть чисто физический процесс, выведение воды обратно есть работа клетки; в данном случае вода выводится через клетки толстой кишки в ее просвет (Harnisch). Вообще осмотическое давление очень подвижно и повышается уже при усиленном движении насекомого, особенно при недостатке кислорода, вследствие освобождения метаболитов из мышц. У личинок *Culex* при асфиксии оно поднимается от 0.85 до 1.1‰ по хлористому натрию; при доступе воздуха нормальный уровень восстанавливается (Wigglesworth).¹

В связи с лиофильностью, то есть способностью коллоидов плазмы и особенно ее белков — альбуминов вступать в связь с гидратационной водой, стоит наличие в гемолимфе также и коллоидно-осмотического дав-

¹ Влияние солевой среды из разных концентраций нейтральных солей на выживание личинок комаров в связи с изменением дыхательного обмена, через изменение коллоидного состояния белков тела (Koch), описано при газообмене.

ления; оно не велико и несравнимо ниже кристаллоидного и находится в полной зависимости от количества белков и их молекулярного веса. Оно вычислено, в единственном наблюдении для гемолимфы *Mantis*, в 5—5.4 см воды, против 30—40 см для человека, но выше, чем у соседних с насекомыми классов рако- и паукообразных (Meyer).

§ 63. Белки плазмы. — Белковых веществ плазма гемолимфы содержит значительное количество, того же порядка, что у млекопитающих; при нагревании или осаждении спиртом она обычно дает обильный и плотный осадок, достигающий 10% веса гемолимфы (Cuénot); при кипячении с уксусной кислотой гемолимфа *Dytiscus* также дает значительный осадок, у *Hydrophilus* неполный (Barrat и Arnold); гемолимфа личинки пчелы быстро дает осадок, до 6.6% веса, в слабо кислой среде и в дистиллированной воде (Bishop). Общая температура свертывания белков гемолимфы приводится для неразбавленной гемолимфы *Pieris brassicae* в 69—70°, а для разбавленной физиологическим раствором в 63° (Brecher). Содержание в плазме белков разное у разных групп и повышается в виде следующего ряда: минимум у прямокрылых, например у *Dixippus* 1.4%; затем у личинок *Aeschna* 2.6—3.3%; у личинок *Limnophilus* 1.3—2.6%; потом через чешуекрылых и жуков, с 3—4%, достигает максимума у перепончатокрылых, например у шмелей до 5% и у пчелы 6.6%. У личинок оно колеблется с возрастом: у тутового шелкопряда с четвертой фазы в 1% оно достигает к концу окукливания максимума в 5.8% и падает к выходу имаго до 2% (Florkin).

В состав белков плазмы входят главным образом глобулины (Landois, Poulton, Graber), выпадающие в осадок при разбавлении дистиллированной водой (Barrat и Arnold), затем альбумин, близкий у гусениц и куколок чешуекрылых к яичному (Landois, Meyer). У личинок пчелы, из 6.6% по весу общего содержания белка, 3.46% падает на альбумин и 3.10% на глобулин (Bishop). Приводится в качестве компонента белкового состава гемолимфы насекомых также и фибриноген (Cuénot, Marchal), дающий при ее свертывании фибрин; но присутствие его продолжает оставаться недоказанным. Свертывание гемолимфы может совершаться или отсутствовать, и, следовательно, гипотетические фибриноген и получающийся из него фибрин могут присутствовать или отсутствовать даже у очень родственных форм; это обстоятельство еще больше подтверждает сомнения в правильности идентификации фибриногена насекомых с таковым позвоночных.

К глобулинам, окрашенным примесями, а не к настоящим хромопротеидам, вроде гемоглобина или гемоцианина, относится, вероятно, и ряд (Cuénot) «цветных» белков; они перечислены в § 72. К настоящим же хромопротеидам относится только гемоглобин, обнаруженный в редких случаях (§ 73) и еще недостаточно изученный на этих объектах (Lankaster, Rollett, Preyer, Harnisch). Высокая общая молекулярная концентрация гемолимфы насекомых вызвана ее богатством именно веществами наивысшего молекулярного веса, белками (Portier и Duval).¹

¹ При высушивании гемолимфы и при действии на нее спирта наблюдались сростки заостренных игольчатых кристаллов, принимавшиеся за кристаллы также белков

При смешивании мужской и женской гемолимфы одного вида появляется осадок, образование которого указывает, вероятно, на различия в составе белковых тел гемолимфы у разных полов; но обнаружить эти различия путем серологической преципитации не оказалось возможным (Geyer).

§ 64. Специфические белки. — Вопрос о специфичности белков гемолимфы, обнаруживаемой путем серологического анализа,¹ на насекомых мало разработан. Помощью преципитиновых реакций обнаружено родство между тутовым культурным шелкопрядом *Bombyx mori* и диким его родичем *Theophila mandarina*; установлены родство и различия между культурными шелкопрядами из семейства *Saturniidae* (Aoki); при исследовании гусениц разных родов и семейств ночниц *Noctuidae* дали в смысле познания их фило-генетического родства ободряющие результаты (Martin и Cotner). Серологическое изучение отношений между видами *Drosophila* при помощи реакции фиксации комплемента в главных результатах совпадает с результатами обычной морфолого-систематической методики (Cumley). Сделана попытка определения серологическим путем генотипов *Drosophila* (Гершензон, Геронимус и Аврех), равно как качественного установления различий в биохимической структуре белков у разных фаз в онтогенезе пчелы (Аврех и Геронимус), и установлена возможность получения антисывороток, специфичных для личинок определенных видов хрущей и проволочников (Герасимова). Наблюдены межсемейственные, подсемейственные

Landois), характерные якобы даже для вида насекомого: многих гусениц, стрекоз, сверчка; но техника этих наблюдений не доказательна (Schulz); кристаллы, действительно, состоят из органических веществ, но главным образом из мочевой кислоты, связанной с неопределенным органическим соединением и, кроме того, с фосфатами и известью (Cuénot). Наблюдалось образование кристаллических тел и внутри гемоцитов: сначала в виде игольчатых сростков, сливавшихся затем в один крупный кристалл, заполняющий клетку (Landois); этот наблюдатель считает такие кристаллы за кристаллы глобулина, содержащегося как внутри клеток, так и в плазме крови. С другой стороны, из гемолимфы часто выкристаллизовываются, вместе с фосфорнокислой известью, мочевой кислотой и неопределенным органическим соединением кристаллы, похожими на тирозин, действительно кристаллоиды белка (Schulz). В гемолимфе гусениц тутового шелкопряда наблюдается даже большое количество белковых кристаллоидов (Schimper). Наконец у гусениц *Cossus* в гемоцитах видели (Cuénot) крупные кубические кристаллы, которые росли и даже разрывали клетку; может быть это был, действительно, белок в виде стромы, инкрустированной уратами или углекислотой либо фосфорнокислой известью, но это наблюдение сделано на единственной гусенице, может быть больной (Schulz); поиски кристаллов в других особях того же вида не дали результатов (Cuénot, Landois, Urech).

¹ В ответ на введение чуждых веществ — антигенов в живой крови или гемолимфе образуются антитела. По отношению к чуждому белку образуются антитела — преципитины, дающие при смешивании с антигеном осадок — преципитат; реакции преципитации дают основание заключать о близости белков и родственности организмов, но зависят от концентрации как антигена, так и преципитирующей сыворотки. Реакции агглютинации проявляются в слипании гемоцитов или бактерий в виде осадка под влиянием гемо- или бактерио-агглютининов и лежат в основе определения групп крови. К цитотоксинам относятся гемо-бактерио-спермато-лизины; гемолиз — одна из основных причин токсичности крови.

и родовые различия между бабочками родов *Colias*, *Pieris*, *Papilio* и *Argynnis* помощью сенсibilизации морских свинок путем вытяжек из живых и даже сухих насекомых; межвидовые различия для очень близких видов *Colias* по сухим экземплярам установить не удалось (Brown и Heffron). Вообще, повидимому, серологический метод может дать много ценного для выяснения проблемы видообразования (Cumley).

На вопрос о том, существуют ли у насекомых и з о р е а к ц и и в виде агглютинации гемоцитов разных видов и разные группы крови у одного вида, можно привести следующие наблюдения над гемолимфой гусениц тутового шелкопряда: при смешивании взвеси гемоцитов в физиологическом растворе хлористого натрия с плазмой разных особей других рас шелкопряда не наступает ни агглютинации, ни лизиса гемоцитов; изореакция оказывается отрицательной; разные пробы плазмы при смешивании не дают помутнения; опыты с переливанием гемолимфы также не дают возможности установить групповую специфическую изореакцию (Lattes).

Всасывание белков из кишечника в виде моноаминокислот имеет значение как важная защитная реакция против проникания в тело чужеродных организму белков; поступление в кровь или гемолимфу этих последних в неразрушенном виде вызывает в гемолимфе образование целого комплекса «защитных» веществ и среди них так называемых «б е л к о в ы х ф е р м е н т о в», под действием которых организм и освобождается от проникшего в ток гемолимфы чужого белка; на насекомых эти вопросы не исследовались.

§ 65. Прочие органические вещества плазмы. — Содержание общего азота в гемолимфе насекомых, например молочайного бражника (Moklowska), при нахождении в ней белков до 10% веса ее плазмы (Cuénot) мало отличается от содержания его у млекопитающих, хотя белкового азота в гемолимфе насекомых на 30% меньше, чем у млекопитающих; из этого ясно, что количество небелкового, остаточного азота у насекомых значительно, иногда до 10 раз больше, чем у млекопитающих и в 20 и 30 раз больше, чем у человека; у личинки пчелы отношение небелкового азота к общему азоту равно 1 : 2 (Bishop). Небелковый азот входит в состав преимущественно аминокислот (Bishop, Duval, Moklowska), которыми гемолимфа насекомых очень богата и дает до 15% общего азота (Courtois), достигая у куколок *Attacus* 3.27 г, у имаго *Dytiscus* 1.34 г, у куколок *Sphinx* 3.22 г, у гусениц *Cossus* 2.34 г (Duval и Portier) и у гусениц *Deilephila* 1.7 г на литр (Heller), то есть в несколько десятков раз больше, чем в нормальной плазме млекопитающих. В гемолимфе зрелой гусеницы молочайного бражника находится, в миллиграмм-процентах: общего азота 1180, белкового азота 825, остаточного 355, аминокислотного 170, пептидного 120, мочевиной кислоты 20; далее, редуцирующих веществ 127, неорганического фосфора 12, кальция 41, магния 43.5, хлора 48.6, железа 5.8 (Heller и Moklowska). В гемолимфе гусеницы *Saturnia pyri* количество аминокислот доходит до 20 г на литр (Duval, Portier и Courtois), и принадлежат они преимущественно к циклическим, типа тирозина, обуславливающего явления меланоза (§§ 79—82). Остаточный азот в гемолимфе черного тара-

кана определяется при белковом питании в 36 6, при углеводном в 31 1, при жировом в 30 4 и при голодании в 33 3 мг⁰/₀ (Ненюков и Тареева).

Другие авторы относят остаточный азот главным образом на мочевую кислоту (Hemmingsen), которая весьма обычна в гемолимфе как в свободном виде, так и в виде солей, часто кристаллизующихся в виде друз (Landois, Krukenberg, Dewitz, Schulz) Для гемолимфы гусеницы тутового шелкопряда количество мочевой кислоты приводится в 10 мг⁰/₀ во время питания и до 16 мг⁰/₀ у более зрелой гусеницы, когда в гемолимфе накапливаются продукты распада (Jucci и Deiana), в другое время оно определяется в 5 мг⁰/₀ (Kuwana) В ее высоком содержании наблюдаются два минимума при окончании завивки кокона и на 10-й день после ее начала (Florkin) Из других насекомых содержание мочевой кислоты определено, в мг⁰/₀ для личинки пчелы в 5 3 (Bishop), для *Hydrophilus* в 10 7—14 5 (Florkin), для гусеницы молочайного бражника в 20 (Heller).

Содержание мочевины в гемолимфе обнаруживается якобы всегда, но в очень небольших количествах (Delaunay), количество ее у *Hydrophilus piceus* и тутового шелкопряда можно сравнить с количеством у десятиногих раков, оно больше, чем у всех других беспозвоночных (Florkin) Впрочем нахождение ее кристаллов в гемолимфе приписывается иногда повреждению мальпигиевых сосудов (Schulz)

Жиры весьма обычны в гемолимфе даже в виде свободных капель и эмульсии в плазме, а не только внутри гемоцитов и жировых клеток (§ 70), например в виде так называемых «л и п о м и к р о н о в» (Haber) в плазме гемолимфы прусака, содержание жиров тесно зависит от питания, их особенно много через 14—19 часов после жирной еды (Haber)

Углеводы гемолимфы описываются прежде всего как гликоген, например в гемолимфе гусениц *Saturnia* в виде округленных кристаллов (Dewitz) Затем они определяются как растворенные сахара, так, для гемолимфы чешуекрылых приводится сахаров, выраженных в глюкозе, в среднем от 0 018 до 0 040⁰/₀ для тутового шелкопряда 0 025⁰/₀ и *Phalera bucephala* 0 040⁰/₀, причем это содержание вполне зависит от состояния питания и отнюдь не постоянно (Hemmingsen), по другим определениям, у того же шелкопряда оно приводится в 0 1—0 2 г⁰/₀ (Kuwana), причем повышается до 10-го дня после завивки кокона, а затем падает (Florkin) Из других насекомых — для молочайного бражника 0 127 (Heller), личинки пчелы 0 203 (Bishop), *Hydrophilus* от 0 02 до 0 104 (Florkin) Вообще содержание глюкозы приравнивается к таковому у млекопитающих (Bishop, Heller, Wigglesworth) Из прямокрылых, на 100 куб см гемолимфы сахаров содержится у *Rhomalea microptera* 34 2—49 4, в среднем 41 7, у *Melanoplus femur-rubrum* 30 6—41 9, в среднем 35 3, у *M. differentialis* 31 0—45 9, в среднем 36 5, у *Chortophaga viridifasciata* 32 8—35 2, в среднем 34 0, у *Euctoptolophus sordidus* 36 4, из жуков — у личинки *Popillia japonica* 56 3—69 2, в среднем 63 0 (Blumenthal)

Сахара в гемолимфе очень много у пчелы, именно до 2—4⁰/₀, но количество это очень непостоянно и стоит в непосредственной связи с мышечной работой, при голодании и утомлении оно быстро понижается, запас

углеводов в зобу является регулятором содержания сахара в крови; при усиленной мышечной работе повышенная потребность в сахаре покрывается из гемолимфы; у новорожденной рабочей сахара в гемолимфе мало; у матки до спаривания содержание его выше, чем после него, независимо от возраста, и с переходом к откладке яиц оно падает (Beutler). У фуражирующей пчелы среднее содержание сахаров в гемолимфе измеряется 2.6%, а наблюдаются числа в 4.4 и даже 11.5%, — повидимому и главным образом глюкозы; если ее концентрация падает ниже 1%, пчела оказывается неспособной летать, ниже 0.5% она становится неподвижной (Beutler); при полете пчела весом в 0.1 г расходует сахаров гемолимфы в количестве 10 мг в час (Jongbloed и Weirmsa); нормальный запас сахара расходуется приблизительно в 15 минут, в течение которых пчела может пролететь около 5.5 км, и исчезает через несколько часов голодания (Beutler). У большинства других насекомых моносахаров в гемолимфе несравненно меньше: у гусеницы тутового шелкопряда всего 0.022%, и это ничтожное количество совершенно исчезает после впрыскивания инсулина (Wenig и Joachim). У личинок пчелы некоторые углеводы пищи накапливаются в гемолимфе в виде частью глюкозы, частью неопределенного полисахарида (Ronzoni и Bishop). У самок шмелей, *Vespa*, *Megachile* содержание глюкозы доходит до 2%, у самцов — только до 1.2% (Beutler).

Из продуктов промежуточного углеводного обмена в гемолимфе обычно указывается присутствие молочной кислоты (§ 127). В регуляции постоянства сахара в гемолимфе принимает участие ряд нервных и гуморальных воздействий.

Связанная с содержанием углеводов редуцирующая способность гемолимфы выражается, например у тутового шелкопряда, с ее изменениями с первой гусеничной фазы до смерти бабочки, в среднем следующими числами, в миллиграмм-процентах глюкозы: у гусеницы — от 50 до 80, причем больше всего у первой фазы, в наименьшем количестве среди каждой стадии и во время линьки в наибольшем; у куколки — от 40 до 90, причем в наибольшем количестве к концу стадии; у бабочки содержание редуцирующих веществ быстро падает, особенно у самки с начала яйцекладки; у самки каждой фазы оно всегда выше, чем у самца, и повышается тотчас после еды, затем устанавливается через 5 часов на некотором постоянном уровне и держится на нем около полусуток, причем количество и качество поглощенной пищи не влияют на этот уровень; но этот последний стоит в тесной зависимости от здоровья гусеницы, резко падая при заболеваниях (Демянковский и Прокофьева). Редуцирующая способность у самца иногда указывается даже отсутствующей (Maignon).

По поводу этих определений необходимо отметить, что главная масса редуцирующих веществ не представляет собою сахаров и что ферментирующиеся редуцирующие вещества — «истинный сахар» крови — составляют примерно только четверть этих чисел: 0.018—0.040 г% у гусениц (Hemmingsen); 0.020 у тутового шелкопряда во время пигания и почти нуль в другое время (Kuwana) и до 0.049 при окуклинии (Florkin), после кислого гидролиза наблюдается резкий подъем в концентрации истинного

сахара (Kuwana). Природа других редуцирующих веществ не исследована; для насекомых характерно их обилие (Wigglesworth). Количество редуцирующих веществ в гемолимфе *Hydrophilus piceus* указывается в 0.006—0.031 г⁰/₀ (Florkin).¹ Редуцирующая способность гемолимфы, измеряемая по методу метиловой сини у азиатской саранчи и гусеницы озимой совки, резко падает на 2-й день и затем постепенно снижается к последнему дню междулиночного периода (Скрябина). То же наблюдается для гусеницы тутового шелкопряда, причем способность определялась по содержанию глюкозы (Демяновский). Гемолимфа самца обладает большей редуцирующей способностью, чем гемолимфа самки (Скрябина), но по мере развития эта половая разница уменьшается, на 8-й день сглаживается и после окрыления переходит в обратную сторону: гемолимфа имаго самца обладает более высокой редуцирующей способностью (Скрябина).²

Наконец, указывается для плазмы дубовой листовёртки присутствие таннинов (Hollande), а в гемолимфе весьма значительного числа форм, особенно жуков, обнаружено присутствие весьма своеобразного безазотистого вещества к а н т а р и д и н а (см. главу о ядах).

§ 66. Газы гемолимфы. — Содержание атмосферных газов в гемолимфе насекомых, по старинным опытам выкачивания их ртутным насосом (Griffiths), приводится в табл. 12 в кубических сантиметрах на 100 куб. см. гемолимфы. Но к этим числам, как и вообще к данным последнего автора,

Таблица 12

	<i>Acherontia</i>	<i>Pieris</i>	<i>Noctua</i>	<i>Vanessa</i>	<i>Smerinthus</i>	<i>Lucanus</i>	<i>Dytiscus</i>
Кислорода . .	16.21—16.79	16.34	17.24	16.56	17.10	16.28	16.22
Углекислоты .	32.92—34.24	34.21	33.19	34.00	33.09	34.97	34.86
Азота	1.09—1.98	1.92	1.72	1.81	1.76	2.31	3.35

¹ Редуцирующая способность гемолимфы тутового шелкопряда рассматривается некоторыми как зависящая преимущественно от продуктов распада азотистых веществ и преимущественно от мочевой кислоты (Veneroso); она является максимальной в периоды покоя перед линькой и во время куколочной стадии; она быстро падает при соприкосновении гемолимфы с воздухом и изменяется под влиянием химических веществ (Kuwana).

² Для тутового шелкопряда указана меньшая окисляемость у самки (Geyer); то же наблюдается для *Deilephila* и *Saturnia* (Dewitz). Редуцирующая способность тканей саранчи и совки нарастает в течение 4 или 5 дней после линьки, а затем несколько снижается; половые различия в тканях обратны тем, что наблюдаются в гемолимфе; понижение редуцирующей способности в последней связано с ее увеличением в прочих тканях, и обратно: как будто по мере своего развития ткани органов захватывают из гемолимфы редуцирующие вещества, которые в гемолимфе не образуются вновь до момента линьки, когда запас их в ней снова возрастает; редуцирующая способность гемолимфы азиатской саранчи приблизительно в три раза сильнее, чем у озимой совки. Ясно, что биохимическая система тканевого окисления саранчи и совки различна; вероятно предположение о связи между рН ткани и наличием глутатиона; в зависимости от рН эта система может функционировать то как восстановитель, то как окислитель (Скрябина).

приходится относиться с осторожностью (Winterstein), ибо они стоят в противоречии с данными почти всех других исследователей. Действительно, для гемолимфы *Dytiscus* приводят лишь 6.7 куб. см углекислоты и 1.8 куб. см азота; для *Hydrophilus* 3.8 куб. см углекислоты и 1.9 куб. см азота (Barrat и Arnold); содержание кислорода у обоих жуков оказывается неопределимо малым. Кислорода в гемолимфе тутового шелкопряда якобы совсем нет, а у *Hydrophilus* только 0.11 объемных процентов (Florkin). В гемолимфе личинок пчелы кислорода содержится от 0.5 до 0.8% и углекислоты 0.7% по объему; эти количества приблизительно соответствуют их физической растворимости при данных условиях, но все же превышают их (Bishop). Кислородная емкость гемолимфы гусеницы *Prodenia eridania* лишь слегка меньше емкости нормальных солевых растворов и измеряется от 1.73 до 2.53% по объему (Babers). Вообще непосредственные определения свободного или слабо связанного кислорода показывают или лишь следы его, или даже отсутствие (Bishop, Briggs и Ronzoni, Florkin). Парциальное давление кислорода в гемолимфе личинки *Calliphora* практически равно нулю; давление углекислоты, наоборот, очень велико и быстро падает от соприкосновения с воздухом (Florkin).

Обратно, измерения поглощаемого даже выпущенной гемолимфой и тканями выделенных из тела органов кислорода дали для гусениц *Lasiocampa quercus* и *Calliphora erythrocephala* значительные числа (в кубических миллиметрах на грамм гемолимфы и час опыта): до 5000 для *Calliphora* и до 1250 для *Lasiocampa*. В табл. 13 даны средние величины поглощения кислорода, в тех же единицах, на целое насекомое и на живое вещество отдельных его тканей (Кожанчиков). Следовательно, напряжение газообмена в ге-

Таблица 13

	Целое насе- комое	Гиподерма	Среднеки- шечный эпителий	Соедини- тельная ткань
<i>Lasiocampa quercus</i>	258	272	243	—
<i>Calliphora erythrocephala</i>	434	371	—	438
<i>Anisoplia austriaca</i>	141	193	—	—

молимфе в несколько раз сильнее такового во внутренних органах; таким образом, емкость гемолимфы к кислороду обеспечивает ткани притоком кислорода якобы в избытке (Кожанчиков).¹

¹ Наблюдались также изменения в содержании кислорода в пузырьках воздуха, впущенных в полость тела и выдержанных там некоторое время; по этому методу оказалось, что напряжение кислорода, в процентах атмосферы: у гусеницы *Cossus cossus* равно 12.8, у куколки *Pieris brassicae* 12.6, у куколки *Sphinx ligustri* 18.8, у личинки и куколки *Tenebrio molitor* 14.1, у личинки стрекозы *Leucorrhinia* от 2 до 16 (Adler); на чем основывается столь высокое напряжение кислорода, из этих опытов не видно. Инъекции пирогаллала в полость тела указывают, что гемолимфа активна к кислороду и содержит его (Muttkowski).

Содержание в гемолимфе пчелиной личинки углекислоты колеблется, в объемных процентах, при ее покое между 26.1 и 34.6, в среднем 29.2%, при завивании кокона оно равно 23.3%, у только что запечатанных личинок 26.2%, у куколок 15%; при этом содержание углекислоты в атмосфере улья постоянно и довольно низко: в апреле и мае — около 0.41—0.56%, или 3.1—4.2 мм ртутного столба (Bishop). Содержание углекислоты в гемолимфе в объемных процентах равно: у личинки *Tenebrio* 20.58, у личинки *Libellula depressa* 36, у гусеницы *Saturnia pyri* 12.2, у жуков *Melolontha* 42.4 и *Hydrophilus* 72.8—88.8 (Florkin). Давление водяного пара гемолимфы, по наблюдениям на личинках поденок и ручейников из быстро текучих и стоячих вод, не обнаружило связи между этим давлением и потреблением кислорода (Fox и Baldes).

Изо всех этих данных, в общем весьма недостаточных, приходится сделать заключение, что дыхательное значение гемолимфы насекомых путем анализа ее газов пока трудно доказуемо. Что касается вопросов об отношении других веществ гемолимфы и ее самой как растворителя к газам дыхательного обмена, то они на насекомых почти не исследованы; если кислород и углекислота находятся в гемолимфе в связанном состоянии, то необходим ответ, с какими веществами они связаны и при каких условиях диссоциируют; у высших позвоночных углекислота, например, может быть растворенной в плазме физически и находится в ней в виде ангидрида CO_2 или гидрата H_2CO_3 ; она может быть связана со щелочами плазмы в виде двууглекислых солей и захвачена белками, причем связь ее слабее, чем в двууглекислых солях (Сеченов). Подобных сведений для гемолимфы насекомых пока мало; вообще емкость гемолимфы насекомых к углекислоте и образованию бикарбонатов очень невелика (Bishop, Duval).

§ 67. Свертывание гемолимфы. — Лишь в немногих случаях, например у таракана, в гемолимфе насекомых наблюдается процесс, схожий со свертыванием крови позвоночных: гемолимфа, выпущенная из тела, сначала студневидно сгущается, а затем выделяет из сгустка жидкость и более плотный сверток; в таких случаях можно говорить о плазме, сгустке и сыворотке; сгусток состоит из «фибрина» с захваченными им гемоцитами и черными зернами меланина (Cuénot). Впрочем, из наблюдений последнего автора получается пестрая картина: у большинства его объектов гемолимфа вовсе не свертывается; у других выделение «фибрина» происходит «очень обильно», таковы гусеницы *Euprepia pudica* и *Dicranura vinula*, *Meloë*, *Gryllotalpa*; у третьих, например у *Nepa*, «фибрина» выделяется «много»; у четвертых его выделяется «порядочное количество», — таковы *Saturnia pyri*, *Malacosoma castrense*, *Porthetria dispar*, *Hylotoma rosae*; наконец, у пятых, например у *Macrothylacia rubi*, *Lacioampa trifolii*, *L. quercus*, *Philosamia cynthia*, свертывания почти не происходит (Cuénot). У *Hydrophilus* и *Dytiscus* спонтанного свертывания не бывает (Barrat и Arnold); у других жуков свертывание гемолимфы, собранной в капиллярные трубки, происходит в 5—10 минут (Kocian и Špaček); особенно быстро оно заканчивается у форм со жгучей гемолимфой и выбрызгивающих ее из тела (Marchal). У личинок пчелы (Bishop) и клопа *Rhodnius* (Wigg-

lesworth) свертывания нет. У гусеницы *Prodenia* свертывание наступает немедленно, но в виде агглютинации гемоцитов; гемолимфа ее не вызывает свертывания в растворах фибриногена лошадиной крови (Babers).

Свертывается же вообще или вся масса гемолимфы в студень, или образуются в ней лишь тонкие нити «фибрина»; в самопроизвольно свернувшейся гемолимфе гусеницы *Porthetria dispar* наблюдались при микроскопическом исследовании в темном поле тончайшие нити в быстром броуновском движении и небольшие сплетения их, образующие липкий тянувшийся осадок (Stuebel). У *Gryllus* якобы образуется настоящий фибрин (Yeager и Knight), но это свертывание не предотвращается щавелекислыми солями: кальций не необходим для него (Muttkowski). Свертывание совершается самопроизвольно и ускоряется взбиванием, как у позвоночных; оно не замедляется от насыщения гемолимфы поваренной солью или сернокислой магнезией — обратно тому, что наблюдается у позвоночных (Fredericq, Krukenberg); считая сгусток состоящим из фибрина, авторы тем самым предполагают и существование фибриногена (Cuénot), хотя выделения его и не произведено, а с другой стороны и существование тромбазы, то есть фибрин-фермента, не доказано. Фибриноген играет у насекомых якобы роль резервного белка, идущего на питание при голодании ранее белков сыворотки (Cuénot).

Первым значением свертывания является гемостатическое, в виде закупорки кровоточащих ран, которые у насекомых быстро замыкаются почерневшим от меланоза (§ 79) сгустком, даже у тех насекомых, например у *Coccinellidae*, где гемолимфа выбрызгивается активно из разрывов на сочленениях между голенью и бедром. Кровоостанавливающим являются, вероятно, также и скопления у ран гемоцитов. Но в гемолимфе насекомых, повидимому, не бывает образования из агглютинирующих гемоцитов плазмодиев, заменяющих настоящее свертывание у многих других беспозвоночных. От нагревания гемолимфа свертывается при 61—75°; гемолимфа *Dytiscus* и *Hydrophilus* «свертывается» только при нагревании, но не самопроизвольно (Barrat и Arnold).

Из всего приведенного можно вывести лишь следующие заключения: свертывание гемолимфы у насекомых, хотя и наблюдалось, но не изучено; процесс его и значение у насекомых едва ли параллельны свертыванию крови у позвоночных, на что указывают хотя бы и резкие различия его у близких форм (Cuénot); техника изучения его в малых каплях не удовлетворительна; образование фибрина в виде волокнистой массы не выражено; наконец существование фибриногена и тромбазы не доказано. Весьма вероятно, что во многих случаях якобы свертывания гемолимфы явления сводятся к слипанию — агглютинации — гемоцитов, а не к истинному выделению фибрина — его коагуляции. Свертывание гемолимфы обуславливается главным образом деятельностью и свойствами гемоцитов, а не плазмы (Mellanby); у черного таракана кажущийся сверток представляет собою просто комок гемоцитов, в образовании которого плазма вовсе не участвует (Yeager и Knight). Следовательно, пока не приходится и поднимать по поводу свертывания гемолимфы у насекомых тех вопросов,

какие подняты по поводу свертывания крови у позвоночных.¹ Внешний вид свертывания гемолимфы у насекомых позволяет думать, что этот процесс есть результат видоизменений клеточных нуклеопротеидов (Schulz).²

§ 68. Клеточные элементы гемолимфы. — Постоянные клеточные элементы гемолимфы насекомых представлены лишь в виде свободных амeboидных клеток, которые, вероятно, аналогичны лейкоцитам позвоночных; но их осторожнее называть общим именем — г е м о ц и т ы. Гемоциты не все свободно циркулируют в плазме; скорее наоборот, — большинство их «прилепает» к тканям, спинному сосуду и образует ф а г о ц и т н ы е о р г а н ы (Cuénot); таково положение у личинок *Corethra*; гемоциты в крыльях таракана обычно оседают на стенках лакун и прекращают свое движение (Yeager и Hendrickson). У гусениц тутового шелкопряда (Gerould), *Aleurodes* (Weber) и *Rhodnius* (Wigglesworth) гемоциты через устья сердца вовсе не проходят, так что циркулирующая гемолимфа от них свободна. Несвободные — с е д е н т а р н ы е — гемоциты крайне разнообразны по форме — они грушевидны, звездчаты, веретеновидны; плавающие более или менее округлы. Переходы от свободных гемоцитов к фагоцитной ткани хорошо иллюстрируются на личинках *Chironomidae*: у видов *Tanypus* наблюдаются только свободные гемоциты; у *Chironomus plumosus* свободно подвижные клетки совершенно отсутствуют и заменены ретикулярно-фагоцитной тканью в заднем отделе брюшка, через которую проникает гемолимфа к спинному сосуду; у *Tanytarsus roseiventris* есть и свободные клетки и фагоцитная ткань (Lange). Подобные неподвижные фагоцитные клетки считают возможным отнести к так называемому «р е т и к у л о - э н д о т е л и а л ь н о м у а п п а р а т у» позвоночных, состоящему из ретикулярного синцитиального остова ряда кровеносных органов — костного мозга, селезенки, лимфатических узлов и других (Коштованц).

Гемоциты найдены у всех насекомых, кроме разве нескольких двукрылых, например личинок *Chironomus* и *Cecidomyia*. Число их гораздо меньше числа лейкоцитов у позвоночных. По форме они округлы, овальные или веретеновидны и выпускают лишь небольшое число коротких псевдоподий; многочисленные псевдоподии являются признаком отмирания (Cattaneo).

¹ По схеме свертывания крови позвоночных, профермент в плазме — протромбин — под влиянием тромбкиназы из гемоцитов и соединяясь с кальциевыми солями сыворотки, дает тромбин; последний действует на фибриноген и, присоединяя к нему соли кальция, обращает в фибрин (Schmidt); одновременно печенью выделяется антипротромбин, противодействующий протромбину плазмы.

² Сведения о свертывании гемолимфы у ряда насекомых с образованием нитей «фибрина» и сетки из псевдоподий гемоцитов и при участии «желатина», но без доказательства присутствия фибриногена и тромбазы (Muttkowski), требуют переисследования. «Свертывание» гемолимфы черного таракана тормозится от действия на нее паров жирных кислот — муравьиной, уксусной, пропионовой, масляной и валериановой; требующееся на это время стоит в обратном отношении к температуре и в прямом к возрастающей сложности кислоты (Shull).

Гемоциты почти всегда бесцветны и мало подвижны; внутри них включены мелкие, сильно преломляющие свет, вероятно белковые зерна, группирующиеся вокруг ядра; эти зерна иногда (Cuénot) считаются альбуминогенными, образующими белок плазмы из пептонов пищи; зрелые гемоциты, главным образом у личинок, особенно богаты белковыми включениями и являются местами резерва белкового питательного материала (Cuénot). Простейшие по форме «молодые» гемоциты малы, с небольшим количеством цитоплазмы, не фагоцитируют, размножаются митозами (Duboscq, Cuénot, Berlese, Bruntz), чего не наблюдается ни на зрелых клетках, делящихся амитотически, ни при голодании; наоборот, число митозов увеличивается после кровопускания. По мере роста гемоциты обогащаются плазмой и получают часто ацидофильную зернистость, которой очень долго не бывает в гемоцитах жуков, бабочек и перепончатокрылых; иногда эта зернистость амфотерна; и появление зернистости и ее реакция стоят в зависимости от возраста; зернистость представляет собою, вероятно, белковый резерв, постепенно потребляющийся (Kollmann).

Обыкновенно различают несколько форм или сортов гемоцитов. Так, в гемолимфе *Gryllus* различаются (Cuénot): мелкие а м е б о ц и т ы — молодые формы с митозами; зрелые, крупные, богатые плазмой ф а г о ц и т ы с амитотическим делением; формы с ацидофильной зернистостью, соответствующие может быть эозинофильным клеткам позвоночных; вырождающиеся, более мелкие, «стареющие» гемоциты, без зернистости, предназначенные сами к фагоцитозу или теми же гемоцитами, или в фагоцитарных органах. Ацидофильные зерна наблюдаются только у прямокрылых и у стрекоз. В гемолимфе гусеницы *Galleria* насчитывают (Метальников) также четыре формы гемоцитов: первые две почти сходны с первыми двумя формами у сверчка; третья — в виде крупных гемоцитов с малым ядром и зернистой и вакуолизированной плазмой; четвертая — в виде очень крупных клеток с гомогенной плазмой и большим ядром. Позднее тот же автор стал различать на том же объекте шесть сортов гемоцитов: л и м ф о ц и т ы — мелкие клетки с большим ядром и малым количеством плазмы; п р о л е й к о ц и т ы или м е з о л и м ф о ц и т ы — с крупным ядром и сильно красящейся плазмой; н а с т о я щ и е л е й к о ц и т ы или ф а г о ц и т ы — в виде крупных клеток с относительно меньшим ядром и большим количеством плазмы; э н о ц и т ы — в виде очень крупных клеток с гомогенной плазмой; с ф е р у л о и д н ы е к л е т к и — заполненные или пустые; клетки последнего сорта наполнены мелкими правильными шарами включений; нормально они редки и появляются после инъекции бактерий, скоро теряют содержимое своих шаров, которые запустевают или исчезают: может быть — это одноклеточные железы Метальников).¹

К этой же терминологии примыкает следующее деление (Hollande) клеток гемолимфы на: п р о л е й к о ц и т ы — с крупным ядром, деля-

¹ Упрощенно молодые делящиеся клетки называются п р о г е м о ц и т а м и (Поярков).

щиеся молодые клетки, из которых развиваются другие их формы; фагоциты — с прозрачной плазмой и амитотическим делением; гранулярные лейкоциты — с зернистой плазмой, энергично фагоцитирующие; эноцитониды — не фагоцитирующие, ацидофильные, с гомогенной плазмой, отличающиеся от истинных эноцитов своим нахождением в гемолимфе, а не фиксированностью среди тканей; сферулонидные клетки (Hollande) Предложено еще следующее деление (Paillot): микронуклеоциты — соответствующие фагоцитам (Метальников); макронуклеоциты — соответствующие пролейкоцитам (Hollande); микронуклеоциты со сферами; эноцитониды и клетки, способные к фагоцитозу, но с ядром, отличным от ядра микронуклеоцитов; при этом указывается, что нет оснований считать различные типы клеток за фазы возрастного развития (Paillot).

Обратно, несмотря на все внешнее различие гемоцитов у самых разных насекомых, отличают только два типа их: простые лейкоциты — в виде плоских клеток разной величины с овальным ядром и многочисленными короткими или длинными псевдоподиями, слабо красящиеся анилиновыми красками, и хроматофильные лейкоциты — шаровидные, но уплощенные, сравнительно однообразные по величине, с короткими псевдоподиями, резко красящиеся; вторая группа делится на железистые гемоциты с периферической секреторной плазмой, транспортные с жировыми включениями и длинными псевдоподиями и фагоциты; клетки первой группы в 4—6 раз крупнее вторых и с сильно развитыми псевдоподиями; гемоциты обеих групп способны размножаться (Muttkowski).

В частных случаях, в гемолимфе жуков различают (Hollande) три группы гемоцитов очень крупные округлые, с эксцентрическим и бедным хроматином ядром, похожие на эноциты, меньшие, веретенообразные, с богатым хроматином ядром и зернистостью и псевдоподиями лишь на одном из полюсов тела — фагоциты, часто образующие синцитии, круглые клетки разной величины с яркожелтыми включениями в плазме, происходящие из фагоцитов, но сами лишенные фагоцитарной способности и встречающиеся больше в гемолимфе личинок и меньше у имаго У *Dytiscus* и *Hydrophilus* различаются (Barrat и Arnold) только два сорта гемоцитов более крупные — фагоциты, и более мелкие округлые клетки — у *Hydrophilus* с диффузным хроматином, у *Dytiscus* с хроматином в виде 25—30 зерен, у видов *Carabus* гемоциты наименее круглые, яйцевидные, у их личинок мультиполярные, величина их колеблется от 5 до 32 микронов (Gebhardt).

У прямокрылых *Dixippus*, *Stenobothrus*, *Chrysochraon*, *Decticus*, *Tettigonia* и у тараканов черного и прусака различают три формы гемоцитов пролейкоциты, в 8—10 микронов, округлые, с большим ядром, размножающиеся митозами, с небольшим числом жировых капель и значительным количеством гликогена, представляющие 14% общего числа гемоцитов, веретеновидные лейкоциты, величиной в 18 на 8,5 микронов, с большим количеством плазмы, с малым жиром и обильным гликогеном, не делящиеся и составляющие до 70% общего числа гемоцитов, зернистые лейкоциты, величиной в 16 на 7 микронов, вытянутой формы, составляющие 16% общего числа, между веретеновидными и зернистыми лейкоцитами нет переходов, обе эти формы развиваются из пролейкоцитов (Богоявленский). Картина форм гемоцитов у азиатской саранчи крайне разнообразна и пестра, и деление ее на классы должно быть сочтено чрезвычайно условным, величина гемоцитов колеблется от 4,9 до 32 микронов (Пилат). У *Schistocerca gregaria* гемоциты, делящиеся митотически, особенно при линьках, являются макронуклеоцитами, а микронуклеоциты играют важную роль при инфекции и также при

линьках (*Lepesme*) У пруса различены три сорта гемоцитов более или менее округлые, от 20 до 25 микронов, правильно округлые, от 8 до 10 микронов, веретенообразные 25—30 на 10—12 микронов (Ненюков и Тарсва)

У тлей приводятся четыре сорта, из которых два пигментированных и два богатых липоидами (*Ackermaul*), у *Nepa* описываются пролейкоциты в виде мелких клеток с базофильной плазмой, фагоциты в виде овальных клеток с овальным ядром и одним или двумя ядрышками, получающиеся из пролейкоцитов, сфероциты крупные круглые или неправильной формы, с резкими кругловатыми включениями, сферулами, с богатым хроматином ядром и большим ядрышком (Богоявленский)

В частности для *Oryctes*, *Aeschna*, *Dytiscus*, *Periplaneta*, *Gastrophilus* приводятся также три типа гемоцитов базофильные, более или менее веретеновидные, без псевдоподий, но фагоцитные, круглые, более или менее ацидофильные, с псевдоподиями, эозинофильные, богатые гранулами, более или менее постоянной формы, круглые преобладают, веретенообразные стоят на втором месте, эозинофильных — около 1% (Лазаренко)

У личинок пчелы описываются только два типа гемоцитов, они соответствуют пролейкоцитам и более крупным гемоцитам чешуекрылых, первых — до 85%, вторых 15%, и оба типа фагоцитируют (Метальников и Туманов), все они находятся в постоянном процессе деления (*Nelson*) У взрослой пчелы, кроме эноцитов, клеток три сорта бедные плазмой, размерами, в микронах, от 4 до 5,6, богатые плазмой, от 10 до 13, круглые, мелкие, с очень малым количеством плазмы, от 1,5 до 2,8 (*Mueller*)

Наконец, в гемолимфе жуков и бабочек, особенно при заражении их паразитами *Apanteles*, описаны огромные от 50 до 150 микронов, тератоциты, с многолопастным ядром, возникающие из крупноядерных клеток, — огромные их размеры считаются признаком борьбы с заражением (*Hollande*)

В итоге всех этих делений можно, повидимому, принять следующую схему (*Wigglesworth*):

Пр о л е й к о ц и т ы — мелкие, очевидно молодые клетки, с глубоко красящейся цитоплазмой и с заполняющим почти всю клетку ядром и частыми митозами, наблюдающиеся у всех насекомых (*Rooseboom*), а среди чешуекрылых — только у молодых гусениц (*Hollande*).

М а к р о н у к л е о ц и т ы (*Paillot* и *Noel*) — более или менее крупные клетки с базофильной цитоплазмой и сравнительно крупным ядром, делящиеся митотически; они получили также название «хроматофильных лейкоцитов» (*Muttkowski*).

М и к р о н у к л е о ц и т ы (*Hollande*, *Paillot* и *Noel*) или а м е б о ц и т ы (*Muttkowski*) — крупные клетки с бледнокрасящейся цитоплазмой и малым ядром.

З е р н и с т ы е л е й к о ц и т ы (*Hollande*, *Wigglesworth*) — главным образом у жуков, вероятно являются фагоцитами, обильно нагруженными зернами разного происхождения.

Г е м о ц и т ы с о с ф е р а м и (*Hollande*, Метальников, Поярков) — с крупными сфероидальными включениями; преимущественно у жуков во время окукливания (*Hollande*, Поярков), у чешуекрылых при метаморфозе (*Hollande*, Метальников), вероятно дериваты фагоцитов (*Hufnagel*).

А д и п о л е й к о ц и т ы (*Hollande*) — нагруженные каплями жира, обычно седентарные и образующие ткань вроде жирового тела, у тлей и червецов содержащие восковые включения (*Hollande*).

Э н о ц и т о и д ы (*Paillot*, *Poisson*) — круглые или овальные, с темно красящимся ядром и ацидофильной цитоплазмой, у жуков (Поярков), полу-

жесткокрылых (Hollande, Wigglesworth), чешуекрылых (Метальников), но не у прямокрылых (Cuénot, Hollande); может быть — это дериваты энцитов (Poisson).

Формы гемоцитов значительно разнятся у разных фаз насекомых и наиболее у насекомых с полным превращением и считаются поэтому лишь «функциональными» (Weber); вообще различия между формами гемоцитов признаются не глубокими (Rooseboom).

Измерений величины гемоцитов и их количества на данный объем гемолимфы немного. Размеры, в миллиметрах: округлых гемоцитов — у *Lina populi* 0.006, у *Melolontha vulgaris*, прямокрылых, стрекоз и чешуекрылых от 0.011 до 0.022 и 0.035 (Graber), у гусениц от 0.01 до 0.015 (Landois); фагоцитов — у *Dytiscus* от 0.017 до 0.019, у *Hydrophilus* от 0.015 до 0.03 (Barrat и Arnold). Размеры, в микронах: макронуклециты — у личинки пчелы 8—11 в диаметре с ядром в 5.7—6; микронуклециты у нее же 12.7—15.6 в диаметре с ядром в 5.7—7.1 (Метальников и Туманов); адиполейкоциты *Pyrrhocoris apterus* 12—35 в диаметре (Hollande); энцитойды 8—12 (Wigglesworth).

Число гемоцитов на 1 куб. мм гемолимфы исчисляется следующими цифрами: у *Dytiscus* фагоцитов и малых округлых гемоцитов всего от 120 до 150; у *Hydrophilus* от 1030 до 4440; отношение количества фагоцитов к малым гемоцитам у *Dytiscus* равно от 1:30 до 1:50, а у *Hydrophilus* 1:50 и более (Barrat и Arnold); крупных гемоцитов у *Galeruca tanacetii* около 3500, у *G. lineola* около 20 000, у *Coccinella septempunctata* около 6000 мелких, у *G. tanacetii* 4000; пигментных гемоцитов у *G. tanacetii* около 36500 у *G. lineola* 38000, у *C. septempunctata* 77000 (Hollande), у самца пруса 7380, у самки 6520 (Ненюков и Тареева). В гемолимфе *Galleria* содержится, в процентах, лимфоцитов и пролейкоцитов 45.4, лейкоцитов 50.4, клеток с шарами и их же пустых 3.2 (Метальников);¹ в гемолимфе личинки пчелы пролейкоцитов и макронуклецитов 85% числа всех гемоцитов, микронуклецитов 15% (Метальников и Туманов); у зрелой гусеницы капустницы с 12000 свободных гемоцитов на 1 куб. мм 36.5% приходится на микронуклецитов и 41% на макронуклецитов (Hollande). Число гемоцитов у самок прямокрылых, стрекоз и полужесткокрылых больше, чем у самцов; у прямокрылых среднее число их у имаго больше, чем у личинок; некоторые физиологические и патологические состояния, в том числе паразитизм, линька, яйцекладка, связаны с повышением числа гемоцитов; вероятно с яйцеобразованием и яйцекладкой связано большее число гемоцитов у самок; у личинок жуков, бабочек и сетчатокрылых гемоцитов больше, чем у куколок, нимф и имаго; у форм с неполным превращением развиваются за всю жизнь, повидимому, два сорта гемоцитов — личиночные и имагинальные; у форм с полным превращением — гемоцитов

¹ Число гемоцитов со сферами, достигающее в нормальном состоянии 2—7%, увеличивается при инъекции бактерий до 50—60%; эта форма гемоцитов названа также «морловидной» (Поспелов) и имеет важное значение при выработке иммунитета (Метальников).

только один сорт (Yeager и Tauber). Среднее число гемоцитов у таракана *Periplaneta fuliginosa* равно от 15 000 до 60 000, в среднем 30 000 в 1 куб. мм (Yeager и Tauber). Подсчеты гемоцитов у сверчка *Gryllus assimilis* дали колебания от 15 000 до 275 000, в среднем 70 118 в 1 куб. мм, и вместе с тем трехвершинную кривую фреквенции, клонящуюся более к высшим числам, повидимому вне связи с полом, ростом и временем развития, хотя среднее число все же у имаго выше, чем у личинки, и числа летом и осенью значительно разнятся (Tauber и Yeager).

Число гемоцитов сильно колеблется в зависимости от того, откуда взята проба: «периферическая» гемолимфа конечностей и придатков беднее, «центральная» гемолимфа полости тела богаче гемоцитами; поэтому необходимо иметь в виду, что ко всем количественным измерениям элементов гемолимфы следует относиться с осторожностью, в особенности, если при добывании гемолимфы было применено давление (Schulz).

Общий, суммарный объем гемоцитов у разных насекомых грубо оценивается от 1/60 до 1/40 объема плазмы (Muttkowski).

Но существуют многочисленные наблюдения, что, например, у гусениц по мере их роста число гемоцитов увеличивается, достигает максимума перед окукливанием, в куколке снова уменьшается и падает до минимума у имаго; величина гемоцитов претерпевает также при этом изменения и сперва уменьшается, вероятно вследствие их сильного размножения, а затем возрастает, колеблясь в среднем от 0.010 до 0.015 мм (Landois). И вообще отмечено, что число гемоцитов нарастает при линьках (Wigglesworth) и метаморфозе (Perez); при ранении они закупоривают раны (Wigglesworth).

Из множества естественных и экспериментальных воздействий на клеточную формулу гемолимфы, кроме уже указанных, можно привести следующие. Из экспериментальных воздействий на клеточный комплекс гемолимфы описываются следующие, на *Periplaneta americana*: очень «крупные» гемоциты у личинок составляют больший процент всего клеточного содержания, чем у имаго; у слабых особей мало амебоидных гемоцитов; недостаток влажности и недостаточное питание вызывают сильное повышение относительного количества гемоцитов; но если эти неблагоприятные условия затягиваются, то получаются обратные отношения, близкие к тем, которые наблюдаются у слабых старых имаго; кормление после дней «поста» ведет к увеличению числа гемоцитов; вообще гемоциты очень активны, но митозы их у имаго наблюдаются слишком редко для того, чтобы ими можно было объяснить размножение гемоцитов при неблагоприятных условиях; вероятно, что «крупные» гемоциты — это первичные элементы гемолимфы, из которых получают и другие ее элементы; также вероятно, что эти крупные клетки возникают из каких-либо тканей вне русла гемолимфы (Taylor). Влияние линьки на число митозов в гемоцитах черного таракана при обычных условиях сказывается в том, что во время линек и несколько дней после них оно повышается до 10%, в то время как в периоды между ними колеблется от 0 до 0.5%, перед линькой слегка уменьшаясь против нормы, а на 5-й день после линьки выравниваясь с нормой; максимум митозов падает на 3-й день после сбрасывания шкурки;

вероятно при линьке поступают вещества, возбуждающие митоз (Tauber). При стоянии выпущенной гемолимфы гемоциты способны сливаться в тяжи и образовывать синцитии; от гипотонических растворов, например дистиллированной воды, гемоциты вздуваются и затем разрушаются; приблизительно то же наблюдается от аммиака; действие на них прерывистого индукционного тока обнаруживается сперва слабо, но затем вызывает резкое отделение ядра от плазмы и разрушение клетки; замораживание, даже весьма длительное, не оказывает как будто влияния.¹ При воздействии на гемолимфу черного таракана паров ледяной уксусной кислоты, применяемой для устранения свертывания, число гемоцитов почти удваивается сравнительно с контролем; вообще же оно крайне непостоянно и зависит от физиологического состояния каждой особи; сильное кровопускание понижает его, так что число гемоцитов обратно пропорционально объему выпущенной крови (Fisher). Белый мышьяк, сулема, кремнефтористый натр вызывают уменьшение числа гемоцитов у черного таракана, сернистый углерод на него не действует, а пиридин значительно увеличивает (Fisher). При заражении гусеницы *Galleria* жгутиконосцем *Leptomonas pyrrhocoris* гемоцитная формула принимает эмбриональный характер; для спасения гусеницы от гибели их нагревают до 39° (Zotta и Teodoresco).

Химический состав гемоцитов не изучен; и если можно считать, что тело лейкоцита позвоночных строится из основного белкового вещества типа гистона, которое связывается с нуклеинами и нуклеопротеидами для образования плазмы, при некотором участии альбуминов и глобулинов, то подобная картина строения не встречает препятствий для ее принятия и по отношению к насекомым; возможно, что и липоиды гемоцитов также состоят, как у позвоночных, из холестерина и лецитинов.

§ 69. Места образования гемоцитов. — Гемоциты, несомненно, стареют и отмирают, заменяясь новыми. Вопрос о делении их большинством решается положительно, несмотря на его отрицательное решение со стороны некоторых наблюдателей. Из 30000 гемоцитов в 1 куб. мм гемолимфы черного таракана около 51% оказываются с митозами; из них только 0.071% с анафазой или телофазой; после повторного взятия проб гемолимфы процент митозов снижается несущественно, но после повторных кровопусканий — весьма заметно; плазма при этом восстанавливается довольно быстро, но число гемоцитов — не сразу (Yeager и Tauber). Образование новых клеток, кроме их размножения в гемолимфе делением, идет еще, по видимому, в тканях цитогенных органов (Perrier, Cuénot), подобных ткани жирового тела. По происхождению их относят у беспозвоночных к мезенхиматическим элементам и к соединительной ткани (Fauret-

¹ Кроме обычных амебонидных движений описаны для гемоцитов в отрезанном кукольном крыле *Tenebrio* еще особые поступательные движения: перед перемещением наблюдается беспокойное дрожание гемоцита, который затем делает ряд как бы прыжков, пока не успокоится, и изменяет в то же время форму; нагревание усиливает эти движения, охлаждение ослабляет; это своеобразное движение объясняется тем, что гемоциты якобы вибрируют в себя жидкость, а потом с силой и быстро выбрасывают ее, что и дает толчок (Dewitz).

Frémier); в зародышевой жизни они появляются рано. Как на места образования гемоцитов у насекомых указывают жировое тело вообще (Schaffer), фагоцитные органы (Ковалевский, Cuenot, Суслов), расположенные около спинного сосуда в передних брюшных сегментах, область около крыловых зачатков у гусениц, вообще полость груди и брюшка у *Lyda*, концевой отдел брюшка перед концевыми дыхальцами у личинок *Musca*, ткани перикардиальной диафрагмы у куколок пчелы (Anglas); ложные ноги у гусениц *Thais* (Wegener).¹ Везде эти участки «кроветворящей» ткани лежат вблизи жирового тела или связаны с ним. Поэтому высказывается мысль, что клетки ткани жирового тела вообще — лишь специализированные гемоциты (Ларченко).

По другим авторам, в образовании гемоцитов участвует гиподерма (Schaffer), например у личинок мух, или эпителий выстилки трахей у гусениц (Weismann). Считается также, что фагоцитирующие гемоциты могут возникать из особых сегментальных скоплений, например у гусениц средне- и заднегруди и первых трех брюшных сегментах; в этих «очагах» наблюдается масса кариокинезов, и они оживляются к периоду окукливания, причем «гемоциты» из них направляются в жидкость полости тела (Heidenhain). Указывались как на места образования гемоцитов также перикардиальные клетки (Balbiani, Cuénot); но это предположение и опровергалось (Ковалевский). Участие клеток жирового тела или энцитов в образовании гемоцитов также отрицалось (Wheeler). Указывается, наконец, вероятность постоянного возникновения гемоцитов из имажинальных дисков (Ларченко) и описываются у *Pulvinaris mesemdryanthemi* и «кровообразующие» клетки и «кровяное» тело (Poisson и Pesson).

Регенерация гемоцитов после кровопускания рассмотрена на личинках жука-носорога: прежде всего появляются мельчайшие клетки в 2—2.5 микрона, дающие затем три формы: круглые, веретеновидные и зернистые эозинофильные клетки; местом регенерации указываются несколько клеточных очагов в полости тела, но преимущественно парные участки ткани на пищеводе вблизи *corpora allata* (Лазаренко).

К вопросу о местах возникновения гемоцитов примыкают исследования их на личинках *Chironomidae*, у которых некоторые группы не имеют гемоцитов вовсе: они заменены у них ф а г о ц и т н о й т к а н ь ю, от которой могут отделяться и свободные клетки; и эта ткань и свободные гемоциты происходят из сходных эмбриональных зачатков; ткань окружена септами из тонкой мембраны и имеет сетчатый вид; у других видов сосуществуют одновременно и фагоцитная ткань и свободные гемоциты; у третьих — одни гемоциты; строение и расположение ткани и наличие свободных гемоцитов стоят в связи с числом устьиц спинного сосуда, и при многочисленных устьищах ткань исчезает; свободные гемоциты у куколки возникают через распад фагоцитной ткани (Lange).

¹ Эти ложные ноги наполнены жировой тканью, дающей у второй и третьей фазы гусеницы «пролейкоциты»; из гиподермы ног последней фазы перед линькой возникают микроноклециты (Wegener).

§ 70. Прочие оформленные элементы гемолимфы. — Кроме разных форм гемоцитов в гемолимфе насекомых встречаются, особенно в период метаморфоза: клетки жирового тела — крупные, округлые с резкими очертаниями и круглым ядром (Kolbe); *стеатоциты* — клетки жирового тела, но без жировых включений (Berlese); *миоциты* и *саркоциты* — вытянутые клетки, образующиеся из ядра мышечных волокон, последних две формы, особенно при окуклинии (Berlese); *эноциты* — весьма крупные, желтоватые, округлые клетки, которые, хотя и встречаются в гемолимфе почти постоянно (Wielowiejski, Graber, Kollmann), но все же не могут считаться за ее нормальные элементы. Также нельзя считать за постоянные компоненты гемолимфы и другие только что названные клеточные элементы.¹

Название *эноцит* и *иды* получили круглые или овальные эозинофильные не фагоцитирующие (Hollande) и самостоятельно не образующие цист (Лазаренко) клетки, похожие на мелкие эноциты, но, повидимому, не имеющие к ним никакого отношения; их функции не известны; они увеличиваются в числе при линьках и собираются вокруг посторонних тел в виде периферической зоны около цист из фагоцитов (Лазаренко). Наконец, под «адипоцитами» подразумеваются гемоциты с шаровидными включениями из жиров или воска (Hollande). Описаны также в качестве отличных от фагоцитных гемоцитов так называемые «*лизигенные*» клетки, происходящие из скоплений соединительной ткани, окружающей кишечник, в то время как фагоциты возникают из имагинальных дисков (Ларченко) во всех местах, где находится недифференцированная соединительная ткань (Ancona).

Кроме клеточных элементов в плазме весьма обыкновенны: свободные капли жира (Marchal, Schulz), исчезающие при голодании; свободные, может быть белковые зерна, от 1 до 2 микромикронов в диаметре, и многочисленные ультрамикроскопические частицы (Barrat и Arnold).

§ 71. Фагоцитоз. — Фагоцитоз представляет собою «заглатывание» и «переваривание» определенными гемоцитами или же гемоцитами известного возраста посторонних организму тел, равно как и клеток и других элементов самого организма, даже других гемоцитов, себе подобных (Hollande, Wigglesworth). В основе видимого фагоцитоза лежат прежде всего активные движения фагоцитов, затем их «хемотактическое» притяжение к поглощаемым предметам и их переваривающая способность. Как движения амебоидных клеток вообще, так и их хемотаксис совершенно не ясны; в их основе, в свою очередь, лежат, вероятно, изменения в поверхностном натяжении эктоплазмы; внутриклеточное же их пищеварение обуславливается наверное теми же ферментами, что и в кишечнике.²

¹ Различают: *сарколиты* — мышечные обрывки без ядер; *саркоциты* — то же, с фрагментами ядер; *кариолиты* — со многими фрагментами ядер; *миоциты* — похожие на хромофильные лейкоциты; *кровяную пыль* в виде мельчайших частиц (Muttkowski).

² Физико-химическое объяснение токов плазмы и амебоидных движений фагоцитов, а вместе с ними и локомоторных их реакций, при помощи непосредственного действия

Явления фагоцитоза совершаются в течение всей жизни насекомого, а не только при процессах гистолиза во время метаморфоза, как это часто думали после наблюдений, положивших начало изучению этого явления (Ковалевский, Мечников). Так, например, внутренние органы гусеницы *Nonagria arundinis*, живущей в стеблях *Typha*, переполнены микроорганизмами, которые описаны как диатомовые водоросли: у сытых гусениц эпителиальные клетки кишечника набиты ими, а в гемолимфе идет усиленный фагоцитоз этих микробов; последние встречены во всех тканях даже в яйцах; такой постоянный фагоцитоз приходится рассматривать как значительную замену пищеварения: гусеница поглощает древесину *Typha* и внутриклеточно переваривает заключающихся в ней микробов (Portier, § 86). С другой стороны, совершенно несомненно что фагоцитоз складывается из предварительного воздействия на бактерий химических агентов крови — гуморального фактора — и лишь затем и из следующего за ним поглощения бактерий фагоцитами — целлюлярного фактора. Отсюда возникает представление об иммунных или «защитных» телах крови, которые образуются якобы в результате разрушения фагоцитов — фаголиза (Мечников) или, гораздо вероятнее, выделяются обширным ретикуло-эндотелиальным аппаратом тела (§ 68).

В искусственных опытах со впрыскиванием в полость тела прямокрылых (Cuénot, Ковалевский) или гусениц (Метальников) индифферентных порошков вроде кармина, крахмала, туши, затем дефибрированной крови млекопитающих, культур бактерий наблюдают прежде всего уменьшение числа гемоцитов, затем их возвращение к норме. Гемоциты оказываются заглотившими¹ большее или меньшее количество впрыснутого материала и осевшими на стенках омываемых гемолимфой органов, особенно в области перикардиальной, где лакуны и просветы между тканями уже, чем в других местах (Cuénot).² Через несколько дней впрыснутые частицы фиксируются в тканях окончательно и оказываются инкапсулированными в цисты из гемоцитов. Нередко фагоциты сливаются при этом в плазмодиеобразные синцитии (Ковалевский, Cuénot, Метальников, Сулов). При этом непереваримые вещества остаются нетронутыми, а пере-

среды встречается с большими затруднениями; возникновение внутри гемоцитов «органов» пищеварения можно трактовать лишь как результат морфогенетического процесса, хотя и временного (Jordan). «Хемотаксис» фагоцитов описывается как результат действия веществ, изменяющих поверхностное натяжение цитоплазмы со стороны их воздействия; при понижении натяжения плазма выпячивается и устремляется в освободившееся пространство: получается положительный таксис; при увеличении натяжения на стороне воздействия поверхность напрягается и плазма оттесняется: получается таксис отрицательный; но эти соображения не приложимы к частицам индифферентным, например угля в туши.

¹ При этом фагоциты оказываются способными к выбору заглатываемого материала из смесей красок и бактерий.

² У личинок пчелы фагоцитоз наступает через полтора часа после инъекции и достигает максимума развития через сутки (Метальников и Туманов); в течение четырех часов после инъекции туши пролейкоциты уменьшаются в числе; лейкоциты, наоборот, увеличиваются; фагоцитоз достигает максимума для лейкоцитов через 4 часа, для пролей-

варимые, как то белок, эритроциты крови позвоночных, крахмал, некоторые бактерии, или перевариваются, изменяются и исчезают, или также долго остаются нетронутыми.

В ряде опытов обнаружено в фагоцитах нахождение пищеварительных ферментов (Fiessinger), и есть указания, что в них внутриклеточное пищеварение сопровождается обычной сменой кислой реакции их вакуол на щелочную; при этом клеточные реакции, в виде образования вакуол и зернистости, различны для разных вводимых в тело порошков и микробов (Метальников). Но в отдельных случаях пищеварительная способность фагоцитов оказывается ограниченной; так, фагоциты прямокрылых, обладающие кислой реакцией, быстро переваривают белки, эритроциты, но не переваривают жиров и крахмальных зерен, остающихся нетронутыми внутри них долгое время. При впрыскивании в гемолимфу гусениц *Porthetria dispar* растертых половых желез, если гонады совершенно чужие или другого пола, фагоцитоз наступает тотчас, продолжается двое-трое суток, затем успокаивается и уступает место норме (Корес). В гемоцитах действует смешанная протеолитическая система: протеиназа типа трипсина и протеиназа типа папаина; эта система является очень полной. У гусениц *Galleria*, питающихся воском (§ 37), фагоциты способны переваривать туберкулезных бактерий, заключенных, как полагают, в восковую оболочку (Метальников); они выделяют церолитический растворяющий воск фермент (§ 37) и обладают иммунитетом к туберкулезу; после инъекции туберкулезной культуры часть бацилл быстро заглатывается и разрушается фагоцитами, другая, большая, фиксируется, прилипая к поверхности фагоцитов, которые сливаются в многоядерные синцитии, причем бактерии оказываются внутри последних, где и подвергаются разрушению; снаружи к синцитиям пристают новые гемоциты и образуют капсулу и нечто вроде решетчатой ткани вокруг плазмодия; получается образование, напоминающее туберкул при бугорчатке (Метальников). Сибиреязвенные бактерии быстро разрушаются фагоцитами саранчевых (Ковальский).

Фагоциты не всегда в состоянии одолеть введенных бактерий; в опытах с гусеницами восковой моли различают три случая (Метальников): фагоцитоз не наступает вовсе или развивается очень слабо, и гусеницы гибнут быстро; фагоциты заглатывают бактерий, но не переваривают их, и гусе-

коцитов через сутки (Толманов). У *Galleria* инъекция собственно любого чуждого вещества вызывает резкую реакцию со стороны всех подвижных полостных клеток (Toteiwa), но эта реакция при температурах в 10° и ниже прекращается (Метальников). У гусеницы златогузки впрыскивание *Bacillus melolonthae* вызывает через двое суток фагоцитоз со стороны микронуклеоцитов, в то время как макронуклеоциты не принимают в нем участия, но усиленно делятся (Paillot). Явления фагоцитоза, подобные таковым у *Galleria*, описаны также для *Tenebrio molitor* и *Pieris brassicae* (Сент-Илер). У *Thysanura* фагоцитируют все гемоциты (Bruntz); пролейкоциты других насекомых обычно не фагоцитируют (Cuénot, Hollande, Wigglesworth), энотоиды — никогда (Wigglesworth). Самыми активными фагоцитами являются микронуклеоциты, за ними идут макронуклеоциты (Hollande, Метальников и Туманов).

ницы погибают, но медленно; бактерии заглатываются и перевариваются фагоцитами, и гусеница совершает метаморфоз нормально; очевидно, что иммунитет гусеницы индивидуален; бесполезно. поэтому вспомнить, что по крайней мере по опытам на позвоночных, отклонение от изотонии в растворах с погруженными в них гемоцитами понижает их фагоцитную силу, возвращение же к изотонии делает их «аппетит» нормальным (Hamburger); это наблюдение дает повод видеть в явлениях фагоцитоза и гистолиза результат изменений осмотического давления в тканях и гемолимфе и перенести на эту почву искание причин этих явлений. Реакции фагоцитоза значительно усиливаются и ускоряются после достигнутой иммунизации: получается сенсибилизация фагоцитов (Метальников).

Внутриклеточное переваривание внутри фагоцитов может совершаться или над живыми микробами, или уже над мертвыми, после воздействия на них образовавшихся антител; в первом случае фагоцитоз называется «истинным»; во втором, по «гуморальному» объяснению (§ 87), фагоциты являются лишь трупоядными. При переваривании и разрушении многих микробов образуются бурые пигментные зерна, якобы указывающие на окислительный характер переваривания, подобный меланозу (Метальников); вероятно, что туберкулезные бактерии разрушаются именно через окисление (Гамалея), а не церазой (Метальников).

Вирулентность всяких бактерий по отношению к гусеницам *Galleria* выражается в трех степенях: к первой группе относятся совершенно неvirulentные микробы, например туберкулеза, дифтерии, столбняка; ко второй — ядовитые только в больших дозах микробы птичьей холеры, брюшного тифа, гонококки; к третьей — вирулентные даже в ничтожных дозах *Bacillus coli*, *B. subtilis*, *B. prodigiosus*; степень развивающегося фагоцитоза соответствует этим группам (Метальников, Chorine, Biron). Разные штаммы туберкулезных бацилл перевариваются фагоцитами все, но не совсем одинаково (Biron).

Фагоциты реагируют также на присутствие всяких инородных тел (Лазаренко, Ries),¹ эндопаразитов, преимущественно их зародышей и яиц, образуя вокруг них нечто вроде цист и обуславливая тем часто их гибель (Marchal) или по крайней мере изоляцию: между хозяином и паразитом получается как бы временный симбиоз; таковы, например, «воспалительные тяжи», вызываемые у *Leptynia* ее паразитом *Thrixion* (Pantel), и «животные галлы» внутри личинок *Cecidomyia*, зараженных паразитом *Trichacis* (Marchal). Подобное же образование цист вокруг яиц и молодых личинок *Apanteles*, *Angitia*, *Banchus*, *Exetastes* и переваривание яиц в несколько дней наступают в гемолимфе гусениц *Pieris brassicae* и *P. rapae*, причем «иммунных» против *Apanteles* гусениц *Pieris brassicae* оказывается

¹ Целлоидиновые трубочки, введенные в полость тела *Oryctes*, *Dytiscus*, *Periplaneta*, обрастают «соединительной тканью» в капсулах из веретеновидных клеток: получаются синцитии; круглые клетки собираются на периферии, но не сливаются; их роль при таком процессе «воспаления» химическая; эозинофильные клетки собираются около капсулы позже; митозов в клетках капсулы не наблюдается: весь ее клеточный материал приходит извне (Лазаренко).

до 40, а против *Angitia* до 27% (Мейер); описана инкапсуляция личинок *Anilastus ebeninus* в гусеницах капустницы и *Apanteles glomeratus* в гусеницах репницы, причем капсулы переходят в куколок и бабочек из зараженных гусениц (Мейер); те же явления описаны для паразита *Eulimneria* (Paillot).¹ Нечто в том же роде наблюдается при ранении насекомых, но при последнем капсулы образуются якобы из трахейных клеток (Лазаренко, Iwasaki). Иногда клеточная структура такой цисты или капсулы сохраняется, но чаще ее клетки теряют ядра и получается гомогенная оболочка; может быть таким именно образом получают «соединительнотканнные» оболочки органов у насекомых (Лазаренко); образование их вызывает многочисленные митозы (Boese). Однако вокруг крупных личинок перепончатокрылых паразитов капсулы не образуются (Cuénot); трематоды же у жуков *Dytiscidae* (Hollande) и блох (Chen) облекаются плотной «мантией» из гемоцитов, получающей затем соединительнотканнный характер.² Впрочем, по другим авторам, яйца и личинки эндопаразитов в гемолимфе гусениц капустницы и лугового мотылька облекаются не фагоцитами, а мезенхимными, как бы соединительнотканнными клетками; сперва эти клетки имеют эмбриональный вид, но затем образуют ткань капсулы вокруг яйца; разрушение капсулы совершается у капустницы при кукольном гистоллизе, у мотылька — фагоцитами зрелой гусеницы; об иммунитете при этих явлениях говорить нельзя (Ларченко).

Вообще в вопросе о влиянии животных паразитов на организм насекомого первое место отводится реакциям со стороны гемолимфы, так: микроспоридии не вызывают никаких явлений иммунитета и лишь слабый фагоцитоз; яйца и молодые личинки эндопаразитов вызывают активное деление фагоцитов; старшие фазы личинок вызывают значительно более слабые реакции; у гусениц, тлей, жуков в гемолимфе появляются гигантские³ клетки, вероятно видоизмененные эноциты, которые являются секреторными клетками, поддерживающими физико-химический

¹ Эндопаразиты проявляют значительную специфичность по отношению к своим хозяевам; например гусеницы лугового мотылька невосприимчивы к *Eulimneria*, и эта невосприимчивость обусловлена, очевидно, очень быстрым инкапсулированием паразита гемоцитами (Ларченко).

² Многие органы у насекомых заключены в «соединительнотканнные» оболочки, лишенные фиксированных клеток и состоящие из сети ветвящихся эластических волокон и гомогенной основной массы (Лазаренко). Одни авторы считают эти оболочки за продукт анастомозов и слияния концевых «трахейных» клеток, другие думают, что они образуются гемоцитами подобно описанным капсулам вокруг инородных тел: гемоциты уплощаются, сливаются в синцитии и теряют ядра (Лазаренко); может быть таково происхождение и основной перепонки под гиподермой.

³ Гигантские клетки могут образоваться вокруг мест хронического «воспаления» — заживающих ран, инородных тел — и получаются двумя путями: или слиянием гемоцитов в многоядерные массы (Iwasaki), или через гипертрофию единичных клеток; клетки, образовавшиеся по второму способу, до 150 микронов в диаметре, названы «т е р а т о ц и т а м и» и считаются разросшимися макронуклеоцитами (Hollande); с другой стороны, удостоверено, что клетки также и многих других тканей и органов, например гиподермы, жирового тела, мальпигиевых сосудов, гонад, могут подвергаться таким же изменениям в соседстве с эндопаразитами.

баланс в гемолимфе (Boese). При наблюдении над червецами *Eriococcini* и их эндопаразитами из перепончатокрылых, в частности над яйцеедами, указывается на «сопротивляемость» или «устойчивость» их в отличие от иммунитета, причем это отличие, вероятно, лишь количественное; сопротивляемость не сопровождается фагоцитозом (Bess). В груди комаров обнаружены не определенные ближе протисты, заключенные якобы в хитиновые капсулы, выделяемые, вероятно, особыми клетками (Brug); сходным образом капсулируются бактерии в трахеях и образуют так называемые «черные споры» (Mayne).¹

Таким образом, на основании всего выше изложенного о явлениях фагоцитоза можно сделать вывод, что основной функцией гемоцитов является удаление более или менее крупных твердых или вообще оформленных частиц, попавших в тело и оказавшихся в его полости; число гемоцитов очень сильно увеличивается при линьках (Poisson, Wigglesworth) и при метаморфозе (Поярков, Pérez); седентарные гемоциты в это время оставляют места своего фиксированного положения, например вдоль спинного сосуда, и расползаются по всему телу (Murray и Tiegs). Функция очищения гемолимфы от посторонних тел особенно ясна на следующем примере: у постельного клопа после насысывания огромного количества крови кишечник нередко лопаётся и эритроциты крови оказываются в полости тела, где могут оставаться неделями (Wigglesworth), но после линек они исчезают бесследно (Kemper). В последние сроки линьки и метаморфоза избыток самих гемоцитов отмирает и поглощается себе подобными. Эноцитойды, никогда не фагоцитирующие, тем не менее при линьках и метаморфозе размножаются и после них подвергаются той же участи (Поярков, Wigglesworth). Наконец, гемоциты собираются к местам поранений, закупоривают раны, размножаются и удаляют омертвевшие и вышедшие из строя клетки покровов (Rein, Wigglesworth).

В заключение необходимо упомянуть, что, вопреки большинству исследователей, меньшинство их ставит и вообще фагоцитные способности гемоцитов насекомых под серьезное сомнение и отрицает многие факты, из которых это явление строится (Berlese, Paillot; § 91).

Пигменты и ферменты

§ 72. Пигменты гемолимфы.² — Окраска свежеснятой гемолимфы насекомых весьма разнообразна (§ 59), но в общем слаба и бледных тонов: желтого и зеленого, розового, красного, фиолетового и бурого цвета; иногда гемолимфа бесцветна и прозрачна (Landois, Cuénot); мутность же

¹ С другой стороны, все такие факты скопления фагоцитов хозяина вокруг яиц и личинок паразита отрицаются; так, например, скопления фагоцитов вокруг личинок тахин обуславливаются не ими самими, но бактериями, внесенными в полость хозяина паразитом при проникновении его через рану, или токсинами; так что защитной роли против паразитов фагоциты не играют (Thompson).

² При рассмотрении пигментов гемолимфы исключены пигменты жирового тела покровов и других органов.

ее обуславливается содержанием гемоцитов. При стоянии на воздухе гемолимфа большинства насекомых быстро изменяется — темнеет, буреет и, наконец, становится черной, иногда с фиолетовым отливом: происходит явление м е л а н о з а. При нагревании гемолимфы до 40° обыкновенно наступает ее обесцвечивание (Dewitz), причем это нагревание для некоторых насекомых не летально (Ackermann). Ниже дана табл. 14 окрасок гемолимфы насекомых (Cuénot).

Таблица 14

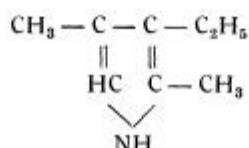
Насекомое	Цвет	Название пигмента	Свертывание	Меланоз
<i>Saturnia pyri</i>	золотисто-желтый	гемоксантин	обильное	черные зерна
<i>Macrothylacia rubi</i> . . .	светлозеленый	"	нет	черная пленка
<i>Lasiocampa trifolii</i> . . .	то же	"	"	нет
<i>Malacosoma castrense</i> . .	золотисто-желтый	"	ясное	"
<i>Lasiocampa quercus</i> . . .	светлозеленый	"	нет	"
<i>Philosamia cynthia</i> . . .	золотисто-желтый	гемокроцин	"	"
<i>Deilephila elpenor</i> . . .	бледножелтый	без названия	"	черная пленка
<i>Deilephila euphorbia</i> . .	яркооливково-зеленый	без названия	?	?
<i>Arctia caja</i>	золотисто-желтый	гемоксантин	нет	черная пленка
<i>Euprepia pudica</i>	очень светлорыжий	гемофеин	обильное	нет
<i>Dicranura vinula</i>	изумрудно-зеленый	гемохлорин	нет	"
<i>Porthetria dispar</i>	светлорыжий	гемопиррин	ясное	"
<i>Acronycta rumicis</i>	грязножелтый	гемокроцин	нет	"
<i>Vanessa antiopa</i>	золотисто-желтый	гемоксантин	"	"
<i>Pieris brassicae</i>	то же	гемопразин	"	черные зерна
<i>Pieris rapae</i>	светлозеленый	"	"	нет
<i>Meloe proscarabaeus</i> . .	золотисто-желтый	гемоксантин	очень обильное	черная пленка
<i>Hydrophilus piceus</i> . . .	бледножелтый	гемофеин	нет	нет
<i>Blaps mortisaga</i>	чуть желтоватый	"	"	"
<i>Dytiscus marginalis</i> . . .	то же	"	"	"
<i>Nepa cinerea</i>	"	"	обильное	"
<i>Notonecta glauca</i>	"	"	нет	"
<i>Pentatoma grisea</i>	бесцветный	без названия	"	черные зерна
<i>Stenobothrus parallelus</i>	желтый	гемокроцин	"	нет
<i>Gryllotalpa vulgaris</i> . .	светложелтый	"	очень обильное	"
<i>Libellula depressa</i> . . .	чуть зеленоватый	гемопразин	нет	"
<i>Aeschna grandis</i>	зеленый	гемохлорин	"	"
<i>Chironomus plumosus</i> . .	красный	гемоглобин	"	"
<i>Hylotoma rosae</i>	светлозеленый	без названия	значительное	"

Насколько они исследованы, пигменты гемолимфы могут быть разделены на: белковые окрашенные тела — х р о м о п р о т е и н ы, х л о р о ф и л л о и д ы, л и п о х р о м ы и вещества не изученные, может быть (Biedermann) природы желчных пигментов. В частности, не определенные ближе красный и зеленый пигменты у гусениц капустницы стоят в связи

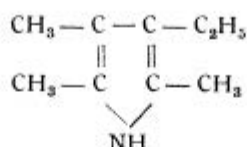
с пищей и вырабатываются из веществ последней; красный пигмент накапливается между линьками, особенно в последнюю стадию, и подлежит метаморфозу в куколке; на него можно смотреть как на питательный резерв; подщелочение едким кали листьев прекращает его образование (Bertolini).

§ 73. Хромопротеиды. — Количество газов, в частности кислорода в воде, солевых растворах и в крови, не может покрыть потребностей организма в кислороде; к р о в я н ы е пигменты химически связывают кислород при более высоком его давлении и отдают его при более низком. Эти д ы х а т е л ь н ы е пигменты — х р о м о п р о т е и д ы — различаются между собою как по характеру и строению их активных п р о с т е т и ч е с к и х или г е м о х р о м о г е н н ы х групп, так и по строению их белковых веществ.

Наиболее изученным из них является гемоглобин позвоночных животных. В основе строения его, как и вообще г е м а т о п о р ф и р и н о в ы х дыхательных тел, лежит железо-порфириновая группа — п р о т о г е н. Порфирины представляют собою соединения четырех ядер пиррола при помощи метиновых групп СН. Более чем вероятно, что два самых «жизненных» пигмента природы — хлорофилл и гемоглобин — происходят из одного общего ядра и что этим ядром является гемопиррол, точнее диметил-этил-пиррол:



и в то же время растительный филопиррол является триметил-этил-пирролом с формулой:



А железо в гемоглобине и магний в хлорофилле связаны с атомами азота пиррольных групп. Пирропорфирин хлорофилла экспериментально превращен в мезопорфирин гемоглобина. Металлопорфирин железа лежит в основе ряда дыхательных тел — цитохромов, варбургова дыхательного фермента, каталазы, пероксидазы. Цитохром является соединением гематопорфирина с азотистым основанием вроде пиридина или хинолина; гематин из гемоглобина может быть обращен в цитохром; соли меди стимулируют образование гемоглобина и цитохрома. Элементарная формула гемоглобина предлагается для позвоночных в пределах чисел порядка $\text{C}_{600}\text{H}_{960}\text{N}_{154}\text{FeS}_3\text{O}_{179}$ или $\text{C}_{636}\text{H}_{1023}\text{N}_{161}\text{FeS}_3\text{O}_{189}$, или $\text{C}_{758}\text{H}_{1203}\text{N}_{195}\text{FeS}_3\text{O}_{218}$, или, как минимальная, в виде $\text{C}_{712}\text{H}_{1130}\text{N}_{224}\text{FeS}_2\text{O}_{215}$, но, вероятно, помноженная, на некоторый коэффициент, равный 4 или даже 10 (Zinnoffskij), с молекулярным, вернее мицеллярным весом порядка 68 000 (Svedberg). Среди беспозвоночных мицеллярный вес гемоглобина оказывается постоянным внутри определенных систематических групп; даже разные хромопротеиды в одной группе имеют один вес; но спектр и изоэлектрическая точка могут быть разными даже от вида к виду (Svedberg и Hedenius). Активной, простетической и постоянной по составу группе гемоглобина придано название г е м, и способность связывать кислород принадлежит ей; видовые же различия гемоглобина обусловлены весьма разнообразным строением его г л о б и н а; гем отдает кислород с трудом, а присоединение глобина делает гемоглобин более растворимым и подвижным: дыхательные пигменты в растворе имеют гораздо

больший молекулярный вес, чем в гемоцитах; так, молекулярный вес гемоглобина, равный в эритроцитах 68000, достигает в плазме 360000; вес гемоцианина в плазме доходит до 500000. Кроме основной функции гемоглобина, как переносчика кислорода, является его «депонирующая» функция, по которой он захватывает кислород, где только последний есть налицо, удерживает его и отдает там, где его нет. Углекислота плазмы гемолимфы связывается не только щелочным резервом последней в виде бикарбонатов и белками, но и гемоглобином; последнее соединение отдает ее первым по времени; кривые диссоциации соединения гемоглобина с углекислотой зависят от содержания ее в среде; связывание гемоглобином углекислоты падает по мере образования оксигемоглобина.

Гемоглобин обнаружен у насекомых с полной достоверностью (Rollet, Lankester, Preyer), но в ничтожном числе случаев: у домашней мухи, у личинок некоторых видов *Chironomidae* и у личинок оводов *Gastrophilus* и *Oestrus*; он растворен в плазме и не приурочен к ее клеточным элементам и, повидимому, близок к гемоглобину позвоночных. Считают возможным говорить о преобладании у беспозвоночных, в том числе у личинок *Chironomidae*, эритрокрорина; последний весьма близок к гемоглобину, отличается от него лишь составом аминокислот в глобиновой части; некоторыми авторами (Buddenbrock) оба пигмента считаются идентичными.

Гемоглобин клеточных скоплений, так называемых «красных органов», у задних дыхалец личинок *Gastrophilus equi* представляет, вероятно, просто заглоченный гемоглобин крови лошади — хозяина этого паразита (Vaney); для *Oestrus* — скорее это гемоглобин личинки (Prénant). Наконец, описаны группы содержащих гемоглобин клеток в брюшке водных клопов *Buenoa*; эти клеточные комплексы стоят в связи с трахеями и, вероятно, представляют органы запаса кислорода (Bare). Содержание железа связано с содержанием цитохрома у гусениц тутового шелкопряда и личинок пчелы и с содержанием холестерина (Kojima).¹

Химическое исследование гемоглобина насекомых базируется, главным образом, на спектроскопических свойствах пигмента. Интересным представляется распределение гемоглобина среди *Chironomidae*: указывается, что им преимущественно снабжены виды, живущие в бедной кислородом и неблагоприятной для дыхания среде — на дне и глубинах водоемов в гниющем детрите ила, то есть в сильно восстановительной среде; в то же время виды, живущие ближе к поверхности и в воде более чистой, гемоглобина обычно лишены; сведения по газообмену у этих насекомых (Harnisch, Leitch, Jordan) приведены в главе о газообмене.

Кривые диссоциации или насыщения гемоглобина, служащие для определения способности гемолимфы или ее гемоглобина к связыванию кислорода и указывающие количество кислорода, связываемое гемоглобином при данном его парциальном давлении или отдаваемое оксигемоглобином, у *Chironomidae* весьма различны, даже для

¹ Есть указания, будто у личинок *Agrionidae* выстилка трахейных стволов содержит в себе гемоглобин (Wolf). Гематин, обнаруженный в трахеях *Glossina* после обильного сосания, считается за гистологический артефакт (Wigglesworth).

разных фаз развития одного и того же вида. На течение кривых диссоциации влияют температура, рН среды, содержание в ней углекислоты и электролитов и, главным образом, сродство данного гемоглобина к кислороду, меняющееся в зависимости от фазы развития и возраста. Указывают, что отношение гемоглобина *Chironomidae* к кислороду совершенно иное, чем, например, у млекопитающих: при всех обычных напряжениях кислорода он остается вполне насыщенным и начинает отдавать кислород только тогда, когда давление этого газа доведено до 1% атмосферного, причем этот уровень различен у разных видов личинок (Harnisch); словом, гемоглобин *Chironomidae* способен действовать как передатчик кислорода только при крайней бедности этим последним воды и поэтому является, повидимому, только очень специальной адаптацией: личинки с гемоглобином гораздо менее чувствительны к недостатку кислорода в среде (Wigglesworth). Однако, с другой стороны, указывают, что обладание гемоглобином не безусловно зависит от жизни в средах с затрудненным дыханием; в отношении действенности активных дыхательных приспособлений получается ряд: *Prodiamesa* → *Microtendipes* → *Eutanytarsus* → *Chironomus*; виды с гемоглобином вообще имеют лучше действующий механизм дыхания; способность выживания в бедных кислородом средах повышается в следующем ряде: *Eutanytarsus* → *Microtendipes* → *Prodiamesa* → *Chironomus* (Harnisch). Среди рода *Chironomus* в группе *Ch. thummi*, которая живет в загрязненных водах, концентрация гемоглобина гораздо больше, чем в группе *Ch. plumosus*, где его гораздо меньше; в общем содержание гемоглобина растет с уменьшением относительной поверхности тела; личинки, обладающие гемоглобином, выживают в данном объеме кислорода меньше, чем личинки без гемоглобина; также и личинки *Macropelopia* со слабым его содержанием живут дольше, чем с содержанием большим; гемоглобин, повидимому, позволяет личинкам *Chironomidae* быстро покрывать сравнительно высокую потребность в кислороде (Scheer). Связи между количеством гемоглобина и развитием трахейной системы также нет; у видов *Tanypus* с гемоглобином она иногда больше развита, чем у видов без него; у *Chironomus* она развита тем более, чем менее гемоглобина. Относительное содержание гемоглобина крайне разнообразно; так, если принять его для человека за 100, то оно выразится для *Chironomus thummi* как 25.39, для *Ch. plumosus* 14.5, *Glyptotendipes* 31.0, *Synchironomus* 24.0, *Polypedilum* 26.5, *Microtendipes abbreviatus* 26.0, *Macropelopia* 13.9, *Clinotanypus* 10.0 (Buddenbrock).

Прибываются еще такие пестрые данные: *Chironomus thummi*, со значительным содержанием гемоглобина, может жить и при 3% кислорода, в то время как *Prodiamesa*, без гемоглобина, погибает уже при 6% (Harnisch); обратно, *Trissocladius*, живущий в богатых кислородом водах, обладает гемоглобином. В герметических сосудах отмирают: *Ch. thummi*, с большим количеством гемоглобина, на пятый день; *Macropelopia*, со следами его, — на шестой; *Prodiamesa*, без него, — на тринадцатый (Scheer). Причина различий кроется, вероятно, в напряженности обмена: активные воды содержат гемоглобин, мало подвижные — нет (Buddenbrock).

Высказано мнение, что гемоглобин *Chironomidae* возникает из хлорофилла пищи;¹ однако он развивается и при бесхлорофильном питании, хотя действительно при этом бледнеет и восстанавливает цвет при даче пищи хлорофиллоносной; наоборот, зеленый пигмент некоторых *Chironomidae*, возможно, представляет собою действительно дериват гемоглобина (Comas).

Ц и т о х р о м, близкий к гемоглобину (Keilin), приурочен к другим тканям насекомых, преимущественно к мышцам; то же надо сказать и о **миогематине** (McMunn) из мышц многих насекомых.

Предположение, будто присутствие в гемолимфе насекомых меди обусловлено наличием в ней **г е м о ц и а н и н а** (Muttkowski), лишено доказательства; медь гемолимфы насекомых непосредственно не участвует в дыхательном процессе (Bishop).²

Оставлены без изучения те пигменты разных цветов, которые считаются (Cuénot; § 72) за белковые тела и получили ряд названий: «гемоксантин» — для желтых тонов, «гемопразин» и «гемохлорин» — для зеленых, «гемофеин» — для бурых, «гемопиррин» — для красноватых, «гемокроцин» — для оранжевых; они разделены лишь декантацией после меланоза и характеризованы лишь температурой свертывания, например для гемоксантина в 65—67°, для гемофеина в 60—61.5°. Наверное эти окрашенные тела не являются химическими индивидами (Schulz); они всегда растворены в плазме и не связаны с клеточными элементами, а их цвета, очевидно, обусловлены неопределенными различиями в структуре (Cuénot); они буреют в присутствии кислорода, но дыхательного значения лишены, ибо продукты их окисления очень стойки и не разрушаются ни кислотами, ни щелочами, ни в пустоте (Cuénot, Fredericq); эти похожие на хромопротеиды тела служат питанию и получают якобы из пептонов, поступающих непосредственно из кишечника в гемолимфу; но необходимо оговориться, что эти выводы (Cuénot) весьма мало вероятны после исследований над другими процессами пигментации гемолимфы (§§ 79—82) и что само существование этих окрашенных тел ставится под сомнение.

§ 74. Хлорофиллоиды. — Зеленый цвет гемолимфы многих растениеядных насекомых давно наводил на мысль о содержании в ней хлорофилла (McMunn, Meldola, Poulton, Mayer); и, действительно, спектроскопическое исследование ее (Poulton) указало на значительную близость к хлорофиллу зеленых пигментов гусениц и куколок *Phalera bucephala*, *Brotolomia meticulousa* и *Sphinx ligustri*, — особенно женских: спектры гемолимфы и рас-

¹ Гематопорфирин $C_{34}H_{36}N_4O_6$, расщепляемый дальше, дает, как и порфирин из хлорофилла, общее основное вещество — этиопорфирин $C_{34}H_{36}N_4$, дериват пиррола (Willstaetter). Данные об обмене у *Chironomidae* железа в связи с образованием гемоглобина приведены в § 110. Из эритрокуроина *Chironomus* можно получить, повидимому, производные порфиринового ряда (Kirmann).

² Медь распространена у животных и без гемоцианина, в крови позвоночных в виде **г е м а т о к у п р е и н а** (Maan и Keilin); она стимулирует рост клеток, участвует в синтезе цитохрома и вообще в построении железопорфиринов и является якобы добавочным веществом к железу гемоглобина, необходимым при его синтезе.

творов хлорофилла почти совпадают, особенно в красной их части с характерной для хлорофилла б р ю с т е р о в о й п о л о с о й между линиями В и С; но ввиду постоянства отличий, хотя и мелких, пришлось хлорофилл гемолимфы счесть за видоизменение растительного хлорофилла и назвать «м е т а х л о р о ф и л л о м» (Poulton); впрочем спектроскопическая дифференцировка хлорофиллов и их дериватов весьма затруднительна (Willstaetter), и для идентификации их одновременно необходим их химический анализ. Более строгие опыты (Geyer) над женскими куколками *Sphinx ligustri*, *Smerintus ocellatus*, *Deilephila euphorbiae*, *Pieris brassicae* и гусеницами *Lymantria monacha*, *Bombyx mori*, *Porthetria dispar* подтвердили существование метаклорофилла в гемолимфе и указали, что присутствие его не есть случайное его просачивание из пищевой массы через кишечную стенку; особо хороший спектр с б р ю с т е р о в о й п о л о с о й получен на женской гемолимфе *L. monacha* после фильтрации ее через беркефельдов фильтр. Из этих исследований вытекает, что женская зеленая гемолимфа заключает слабо измененный хлорофилл в виде метаклорофилла и к с а н т о ф и л л (Poulton, Geyer, Biedermann); последний — как постоянный спутник хлорофилла (Willstaetter). Содержание хлорофилла меняется с возрастом, ибо зеленая окраска гемолимфы гусениц не постоянна в зависимости от их развития. С другой стороны, возникновение зеленого пигмента у *Dixippus* оказалось совершенно независимым от хлорофилла пищи (Toumanoff).

Мужская, желтая гемолимфа содержит желтый ксантофилл — уже каротиноид, и только его (Geyer); б р ю с т е р о в а п о л о с а есть и в желтой мужской гемолимфе, но ее нет в красноватой гемолимфе куколок *Porthetria dispar*. Зеленая гемолимфа *Phasmatodea* вовсе не дает полос поглощения хлорофилла (Sinéty).

Вопрос о происхождении хлорофилловых пигментов в гемолимфе насекомых представляет большой интерес: в нем заключается допущение самостоятельного образования животного хлорофиллоидного пигмента, параллельного хлорофиллу растений; по одним авторам (Poulton, Geyer, Steche, Linden, Gerould), метаклорофилл есть дериват хлорофилла пищи и образуется из него, переходя через хлорофиллан (Linden); по другим (Przibram и Brecher), хлорофиллоиды гемолимфы являются собственными производными тела насекомых, может быть получаются в результате действия оксидаз на хромогены с ароматическим ядром (§§ 80 и 81) и названы именем л и п о х р и н о в; по их мнению, хлорофилл к липохринам является только примесью.¹

¹ Опыты велись над гемолимфой *Bacillus rossi*, *Dixippus morosus*, *Psophus stridullus*, *Stenobothrus viridis*, *Tettigonia viridissima*, *Orphanina cantans*, *Mantis religiosa* и *Lyttavesicatoria*, следовательно над видами с вегетарианским, смешанным и чисто плотоядным режимами. Получены следующие отличия липохринов от хлорофилла. «Хлорофилл» насекомых от едкого кали желтеет, от азотной и серной кислот обесцвечивается, между тем как хлорофилл растений, взятый из *Ulva*, сирени, малины, от едкого кали остается зеленым, а от кислот — самое большее желтеет; растительный хлорофилл дает рядом с б р ю с т е р о в о й п о л о с о й еще резкую полосу у линий 544—537, у «хлорофилла» из насе-

Интересны следующие наблюдения: если кормить гусениц *Triphaena pronuba* с яйца бесхлорофилльными жилками внутренних листьев капустного кочна при содержании в темноте, то они не зеленеют; если же кормить их листьями кочна с этиолином или хлорофиллом, то зеленеют; но своеобразно то, что первые гусеницы по мере роста теряют затем способность зеленеть даже при переводе на хлорофилльную пищу; последний результат может быть вызывается уже патологическими явлениями вследствие ненормальных условий питания (Poulton). Далее, констатирован хлорофилл в теле тлей (Macchiati); но при воспитывании ряда поколений тлей в темноте на этиолированных растениях, хотя и получается большинство тлей бесцветных, но среди их массы обнаруживается некоторое число особей, все-таки позеленевших. Наконец, желтая окраска гемолимфы некоторых пород тутового шелкопряда зависит от пигмента, вероятно тождественного с ксантофиллом (Vaneu и Pelosse); она удаляется через окисление оксидазами; но это положение не доказано (Acqua, Поярков).

Позеленение гемолимфы получено также *in vitro* от действия тирозиназы (Becher; § 82); по мнению этой исследовательницы, как уже указано, зеленый хлорофиллоид насекомых представляет продукт их организма, независимый от хлорофилла пищи; впрочем сведений еще недостаточно для окончательного суждения по столь важному биологическому вопросу (Schulz).

§ 75. Липохромы или каротиноиды. — Л и п о х р о м а м и обусловлены красноватые и желтоватые тона гемолимфы. Наиболее выражена желтая и красная окраска липохромами у жуков с едкой, высачиваемой наружу гемолимфой (Hollande); так, у *Timarcha* в довольно яркий кроваво-красный цвет окрашена плазма; у *Coccinella*, *Galeruca* цвет гемолимфы зависит от желтых гемоцитов, в которых пигмент заключен в виде зерен, сперва веретеновидных, потом округляющихся и, наконец, исчезающих; принимается (Hollande), что пигмент в виде гранул вырабатывается гемоцитом самостоятельно и затем лишь вторично переходит в плазму; такой желтый пигмент у видов *Meloidae*, *Chrysomelidae* и *Coccinelidae* не красится осмиевой кислотой или суданом III, но извлекается хлороформом, бензолом, уксусным эфиром, дает при действии уксусной кислоты у *Galeruca ulmi* гранатово-красные кристаллы и отождествляется (Hollande) с з о о н э р и т р и н о м — липохромом, описанным для других беспозвоночных (Krukenberg). Зоонэритрин близок к каротину моркови, вообще наилучше изученному из каротиноидов, но отличается от него следующими особенностями: в сернистом углеороде он растворяется с оранжевым окрашиванием, а каротин с красным; с серной кислотой дает синее окрашивание, исчезающее при прибавлении воды, а каротин — фиолетовое, переходящее от прибавления воды в зеленое; сернистой кислотой, которая окрашивает

комых последней или нет, например у *Mantis*, *Lytta*, или она очень слаба (Przibram). По другим сведениям, зеленый пигмент гемолимфы гусениц, не имея никакого отношения к хлорофиллу, является некоторой степенью ферментного окисления белков (Meyer).

каротин в индиго-синий цвет, не окрашивается; дает спектр с тремя полосами — у C, D и F, в то время как каротин поглощает весь фиолетовый конец спектра, начиная с индиго-синего цвета, и не дает полос (Hollande); обратно, по другим сведениям, каротины гемолимфы и моркови химически одинаковы, причем первый может присутствовать и при отсутствии его в пище; но представляет ли он синтетическое тело, не известно (Meyer).¹

По этому поводу необходимо указать, что представление о каротиноидах или липохромах вообще еще недостаточно разработано; принимается, что химически — это неопределимые высокомолекулярные углеводороды, физиологически — провитамины витамина А; по растворимости в жирах и жирowych растворителях каротиноиды относят к липоидам; к ним относятся и дериват хлорофилла — ксантофилл. Остается подозрение, что эта группа красящих гемолимфу веществ объединена только терминологически.

Наконец, указывается нахождение в гемолимфе насекомых также желтых пигментов — флавонов, образующихся путем конденсации бензойного альдегида с ацетофеноном и замыкания кольца и дающих в соединении с глюкозой или рамнозой глюкозиды (Kostanecki); флавоны приводятся для гусеницы тутового шелкопряда (Manunta).

Желтая окраска коконов этого шелкопряда обуславливается переходом пигментов из гемолимфы в шелк; способность к этой миграции наследуется как простой менделирующий фактор и является доминантной (Jucci). О переходе желтых пигментов гемолимфы в вещество яиц говорят следующие факты, относящиеся также к тутовому шелкопряду: в яйце отношение ксантофилла к каротину ниже, чем в гемолимфе зрелой гусеницы, вследствие более медленного перехода в него ксантофилла; отношение количества флавонов в гемолимфе зрелой гусеницы к их количеству в яйце представляет меньшую величину (Manunta).

Остается отметить, что все приведенные исследования недостаточно точны, чтобы делать из них заключение о химической природе липохромов или отождествлять их с каротином; особенно ненадежен спектральный метод (Schulz), ибо спектр этих веществ крайне лабилен, а сами они не стойки. Группа этих веществ может быть сборная и связана лишь внешними общими реакциями, главным образом растворимостью и редкой кристаллизацией; липохромы легко связываются с жиром, от крепкой серной и азотной кислот синеют, зеленеют и буреют до черного цвета, в спектре

¹ Из гемолимфы *Schizoneura lanigera* извлечены два пигмента: растворимый в воде и спирте и может быть соответствующий пигменту кошенили, и не растворимый в них липохром, извлекаемый эфиром в виде яркочерного раствора с шестью спектральными полосами, соответствующими 654—647, 589, 574—568, 526, 507—499 и 478 микрофонам; раствор быстро буреет, и полосы исчезают, кроме одной между 654 и 647 (Schulz). Из красной гемолимфы *Lina populi* и *L. tremulae* также извлечены каротинообразные липохромы (Zopf). Каротины хищного клопа *Perillus* передаются ему из картофеля через личинок живущего на последнем жука *Leptinotarsa* (Knight и Palmer). Из других объектов у *Coccinella septempunctata* в надкрыльях обнаружены каротин и ликопин, или гидрокаротин; у *Pyrrhocoris apterus* в надкрыльях — ликопин; у *Oedipoda miniata* в крыльях — каротин-β и ксантофилл (Lederer).

дают наичаще две, реже одну или три неясных полосы в синем цвете около F и между F и G; грубо практически их иногда делят на х л о р о ф а н ы, растворимые в хлороформе и эфире, с двумя полосами поглощения в спектре, и р о д о ф а н ы, растворимые в алкоголе и с одной полосой поглощения.

§ 76. Желчные пигменты. — Присутствие в теле насекомых желчных секретов и в их числе желчных пигментов, не доказано с достоверностью вообще, но есть единичные утверждения (Porta), будто у *Coccinella septempunctata* в гемолимфе существует пигмент, спектроскопически стоящий между билирубином и уробилином; эти показания недостаточно обоснованы, потому что спектроскопическая диагностика желчных пигментов затруднительна и ненадежна (Schulz).

К группе желчных пигментов относят (Biedermann) и так называемый «красный пигмент ванесс», описанный из гемолимфы, кишечного эпителия, наружных покровов и экскрементов гусеницы, куколки и имаго *Vanessa*, главным образом *V. urticae* (Linden). Это красящее вещество частью растворимо в воде, не растворимо в абсолютном алкоголе, хлороформом, щелочами и кислотами отчасти разлагается, эфиром извлекается без изменения; красная его окраска при окислении перекисью водорода или хлорной водой переходит в зеленовато-желтую и зеленовато-серую, при восстановлении сернистым аммонием — в оранжево-желтую; в спектре его растворов наблюдается широкая полоса в сине-зеленом поле и три узкие в индигово-синем и фиолетовом; в общем спектр его напоминает спектр вытяжек из кошенили; в состав его входит альбумоза и сахар, восстанавливающий фелингову жидкость; реакция его на лакмус кислая; оно образует солеобразные кристаллические соединения с известью, барием и ртутью; это вещество якобы родственно гемоглобину и может быть уробилину (Linden); эти заключения требуют проверки (Schulz).

§ 77. Половой гетерохроматизм гемолимфы. — Давно замечены (Buckell), но недавно исследованы (Dewitz, Geyer, Stecher, Przibram, Brecher) различия в окраске гемолимфы в зависимости от пола; они выражены, главным образом, у растениеядных форм, особенно гусениц и куколок (Geyer), хотя и у хищных *Aeschna grandis*, *Libellula depressa*, *Cordulia metallica* половой гетерохроматизм гемолимфы отмечен также (Schulz). Из табл. 15 (Geyer) окрасок гемолимфы у гусениц, куколок и имаго чешуекрылых можно вывести правило, что мужская гемолимфа гусениц и куколок окрашена в желтые и более светлые тона, а женская — в зеленые и более яркие; это правило приложимо как будто и к другим растениеядным формам, например из пилильщиков к *Nematus*, *Arge*, *Cimbex*, *Pteronotus*, *Pristiphora* и к жукам *Phytodecta* (Geyer). Между прочим, зеленая окраска женских куколок с возрастом часто уменьшается и переходит в желтую, причем получается впечатление, что зеленый пигмент перекачивается в развивающиеся яйца и гиподерму покровов; часто цветовая разница в гемолимфе очень не велика (Schulz), а в некоторых случаях обнаружены и исключения (Przibram, Brecher).

Для обнаружения половых различий гемолимфы использован (Dewitz) метод «капиллярного анализа» (Goepfelsroeder, Abderhalden); капля мужской гемолимфы на фильтровальной бумаге дает светлое пятно растекания, с желтой каймой; капля гемолимфы женской — пятно темное, до бурого,

Вид	Мужская гусеница		Женская гусеница	
	цвет	окисление	цвет	окисление
<i>Pieris brassicae</i>	светложелтый	+	яркожелтый	+
<i>Vanessa io</i>	слабо-светлозеленый	через 2—4 мин, бурый	желто-зеленый	через 3—6 мин., бурый
<i>Smerinthus populi</i> , после второй линьки	то же	—	то же	—
То же, после третьей линьки	—	через 32 мин до 2 час	" "	через 30 мин до 2 час.
То же, после четвертой линьки	—	через 8—10 мин	" "	через 15—20 мин.
<i>Smerinthus ocellatus</i> , после второй линьки	светлозеленый	0	" "	0
То же, после третьей линьки	то же	0	" "	через 10—13 мин, бурый
То же, после четвертой линьки	" "	через 5—7 мин, черно-бурый	" "	через 5 мин бурый
<i>Dilina tiliae</i>	почти бесцветный	0	темнозеленый	0
<i>Sphinx ligustri</i> , после второй линьки	светлозеленый	слабо	желто-зеленый	слабо
То же, после третьей линьки	то же	через 10—12 мин, бурый	то же	через 11 мин., бурый
То же, после четвертой линьки	" "	то же	" "	через 6—7 мин, бурый
<i>Bombyx mori</i>	бесцветный	ясное через 10—16 мин	яркозолотисто-желтый	ясное через 17—22 мин
<i>Saturnia pavonia</i>	яркожелтый	—	яркозеленый	—
<i>Malacosoma neustria</i> после третьей линьки	почти бесцветный	0	желто-зеленый	0
То же, после четвертой линьки	то же	0	то же	0
То же, после пятой линьки	" "	слабое через 5—7 мин	" "	через 6—7 мин, бурый
<i>Stilpnotia salicis</i>	светложелтый	—	яркожелто-зеленый	—
<i>Porthetria dispar</i>	слабожелтоватый	через 6—10 мин, бурый	желто-зеленый	через 8—14 мин, бурый
<i>Lymantria monacha</i>	св.тложелтоватый	0	темнозеленый	0
<i>Dicranura vinula</i>	светложелтый	—	яркозеленый	—
<i>Phalera bucephala</i>	то же	медленное	яркозеленый	медленное
<i>Agrotis segetum</i>	бесцветный	через 13—15 мин, бурый	слабожелтый	через 10—15 мин, черно-бурый

Мужская куколка		Женская куколка		Имаго самец		Имаго самка	
цвет	окисление	цвет	окисление	цвет	окисление	цвет	окисление
светложелтый	через 9—12 мин., бурый	яркожелтый	через 9—11 мин., бурый	желто-зеленый	—	желто-зеленый	—
—	—	—	—	—	—	—	—
почти бесцветный	через 10—17 мин., черно-бурый	яркозеленый	через 11—20 мин., черно-бурый	желто-зеленый	—	желтый	—
то же	то же	—	—	—	—	—	—
" "	" "	—	—	—	—	—	—
яркозеленый	через 9—15 мин. грязно-буро-зеленый	яркозеленый	через 10—12 мин., грязно-буро-зеленый	яркожелто-зеленый	—	ярко-желто-зеленый	—
—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—
слабожелтоватый	0	темнозеленый	0	—	—	—	—
желто-зеленый	через 4—7 мин., бурый	желто-зеленый	через 4—5 мин., бурый	желто-зеленый	—	желто-зеленый	—
то же	то же	—	—	—	—	—	—
" "	" "	—	—	—	—	—	—
бесцветный	+	золотисто-желтый	+	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—
бесцветный	через 4—8 мин., бледнобурый	желто-зеленый	через 6—12 мин., черно-бурый	—	—	—	—
то же	то же	то же	то же	—	—	—	—
" "	" "	" "	" "	—	—	—	—
светложелтый	—	яркожелто-зеленый	—	—	—	—	—
слабожелтоватый	—	то же	—	—	—	—	—
светлозеленоватый	0	красноватый	0	яркожелтый	—	ярко-желтый	—
светложелтый	0	яркожелто-зеленый	0	—	—	—	—
слабожелто-зеленый	через 3—5 мин., бурый	то же	через 3—5 мин., бурый	—	—	—	—
—	—	" "	—	—	—	—	—

с зеленой каймой; при высыхании капель остаются те же различия. Краски, взятые в качестве индикаторов редукции, также дали различия (Dewitz): индиго-кармин с мужской гемолимфой куколок *Saturnia pyri* и *S. pavonia* дает синее окрашивание, с женской — зеленое; фуксин с женской гемолимфой *S. pyri* — буроватое; метилвиолет с мужской гемолимфой *S. pyri* — красноватое, с женской — темносинее; с мужской гемолимфой *Deilephila euphorbiae* — красноватое, с женской — синее; следовательно, женская гемолимфа обладает более сильной редукционной способностью; но метиловую синь мужская гемолимфа *S. pyri* и *D. euphorbiae* обесцвечивает быстрее, чем женская: отношение получается обратное; перекись водорода разлагается женской гемолимфой названных бабочек энергичнее, чем мужской (Dewitz).¹

Процессы окисления — восстановления, очевидно идущие при данных опытах, далее на насекомых не изучены; единственные показания для гусениц *Galleria* и личинок *Phormia*, заключенных в чистый азот, следовательно при анаэробии, дали rH^2 крови и тканей около 7, в то время как при нормальной, аэробной жизни клетки животных обладают потенциалом оксидоредукции, соответствующим rH порядка 20 (Aubel и Lévy); для обесцвечивания красок времени требуется у *Phormia* больше, чем у *Galleria*.

Высказано предположение, что половые различия гемолимфы у растениядных форм обусловлены присутствием в женской гемолимфе ксантофилла и метакхлорофилла, в мужской же — только ксантофилла (Geyer); если так, то у обоих полов при одинаковом питании можно признать разное течение обмена (Steche); и причины мыслимы две: или клетки кишечного эпителия при всасывании проявляют избирательную способность и у самца пропускают только ксантофилл, а у самки также и метакхлорофилл, или же метакхлорофилл проходит сквозь эпителий у обоих полов одинаково, но затем у самца подвергается расщеплению. Но опыты над *Lymantria monacha*, *Amphidasys betularius* и *Dilina tiliae* со смешением *in vitro* их мужской гемолимфы с гемолимфой женской не вызывают пожелтения послед-

¹ Те же указания на большую редукционную способность тканей самки получены на экстрактах из высушенных майских жуков по способу реакции Манойлова как в ее целом, так и в упрощенном виде (Косяков). Пробы с упрощенной реакцией над маткой, рабочими и трутнями пчелы дали тот результат, что рабочие особи показали пониженную редукционную способность сравнительно с маткой и повышенную сравнительно с трутнями (Косяков); реакция Манойлова основана на ферментном расщеплении белка пепсином или папайотином, окраске дальней или метиловой синью и на дальнейшем окислении хамелеоном в присутствии соляной кислоты и тиозинамина. «Биохимическим» половым диморфизмом отличаются все части тела насекомого: вытяжки отдельно из крыльев, голов, ног дают половую реакцию по их принадлежности самцу или самке; это совпадает с указанием, что все соматические клетки имеют половые отличия в хромосомальном аппарате ядра.

² rH , как символ оксидо-редукционного потенциала — водородный потенциал, представляет отрицательный логарифм величины гипотетического давления H в состоянии равновесия, подобно тому как pH есть отрицательный логарифм величины концентрации водородных ионов в состоянии равновесия.

ней, из чего можно вывести заключение об отсутствии в мужской гемолимфе предполагаемого расщепляющего фермента и о большей вероятности первого предположения — разницы в отношении к хлорофиллу пищи эпителиальных клеток кишечника; равным образом мыслимо и вторичное вмешательство в эти процессы секреции половых желез (Geyer). Новорожденные гусеницы тутового шелкопряда, полученные от скрещивания с самками белых рас, имеют столько же желтого пигмента, сколько и при обратном скрещивании, и несколько меньше, чем гемолимфа родительской желтой расы; гусеницы, уже поевшие пищи, имеют гемолимфу, более богатую желтым пигментом (Jüssi). По другим толкованиям, причина, заставляющая кишечный эпителий растворять и всасывать хлорофилл и разрушать ксантофилл, лежит прежде всего в наследственном факторе (Gerould). Наконец, половые различия в окраске гемолимфы приписывают не разнице в обработке растительных веществ, но развитию в белках алдегидной группы (Meyer).¹

О результатах переливания крови одного пола другому или другому виду сказано в § 92.

§ 78. Гетерохроматизм гемолимфы у бабочек. — Наблюдения над живущими на клевере гусеницами *Colias philodice*, равно как и над яйцами и куколками этой бабочки, показали, что нормально их гемолимфа окрашена в желтовато-зеленый цвет, но что в чистых культурах получают формы с гемолимфой сине-зеленой; у нормальных особей в гемолимфе есть и хлорофилл, и ксантофилл, тогда как у сине-зеленых специальный энзим, якобы катализирует ксантофилл и нейтрализует его, причем энзим действует первично уже на эпителиальные клетки кишечника и, следовательно, на переваривание хлорофилла и, значит, изменяет цвет гемолимфы вторично, вызывая синюю окраску вследствие отсутствия ксантофилла (Gerould). За правильность такого толкования говорит и то обстоятельство, что коконы паразитического наездника, выхо-

¹ С целью выяснения вопроса о половом гетерохроматизме гемолимфы ставились сродиагностические опыты над *Deilephila euphorbia* по методу реакций на преципитины; для получения антител кролику вводилось 2 куб. см женской гемолимфы бабочки, через неделю еще 3 и через пять дней еще 3.5; отравления не было, и сыворотка не обнаружила преципитирующего действия на женскую гемолимфу бабочки; когда же через восемь следующих дней было введено еще 3 куб. см гемолимфы, то кролик через несколько минут погиб при явлениях анафилаксии; с мужской гемолимфой противосыворотку получить удалось: сперва кролик получал 7 куб. см интравенозно, затем через неделю 15 куб. см в брюшную полость; тогда через восемь дней гемолимфа давала при прибавлении противосыворотки ясную преципитацию; однако сравнение мужской и женской гемолимфы по отношению к этой сыворотке не дало различия в реакции между полами; пробы с противосывороткой по отношению к гемолимфе *D. euphorbiae*, сделанные на гемолимфе *Smerinthus ocellatus*, *Sphinx ligustri* и *Pieris brassicae*, дали также и для этих трех видов выраженную преципитацию (Geyer). Этими опытами доказана возможность получения противосывороток и для гемолимфы насекомых; дальнейшие попытки установить у *Pieris brassicae* серобиологическую разницу, обусловливаемую, может быть, половыми железами, не имели успеха (Dunbar).

дившего из сине-зеленых особей, оказывались бесцветными, а из нормальных особей — желтыми; эти предположения совпадают с высказанными по отношению к половым различиям окраски гемолимфы (Geyer; § 74). У разно окрашенных куколок *Pieris brassicae* также наблюдается вариационное различие гемолимфы: у куколок «светлой» и «средней» категорий гемолимфа светла и не обнаруживает различий, в то время как у куколок «зеленой» группы она интенсивно зелена, но, что очень интересно, в половом отношении мало различна (Brecher).

§ 79. Меланоз гемолимфы. — Упомянувшееся выше побурение и почернение выпущенной гемолимфы — ее м е л а н о з (Krukenberg) — представляет явление, характерное для насекомых. Скорость потемнения весьма различна даже у одного и того же вида: то гемолимфа чернеет в несколько минут, то через несколько часов, даже через двое суток, как, например, у *Hydrophilus piceus* (Krukenberg), и все это при прочих равных условиях. Легкое нагревание не меняет процесса, но свет, может быть, ускоряет его (Marchal). Начинается потемнение с поверхности, где образуется пленка м е л а н и н а. Уже побуревшая гемолимфа некоторых гусениц может быть восстановлена сернистым аммонием до исходного желтоватого цвета и снова чернеет при доступе кислорода. Но едва ли этот обратный процесс совершается правильно и в теле животного; так, если поместить одних гусениц *Macrothylacia rubi* в атмосферу углекислоты, других — в чистый кислород, третьих, контрольных, оставить на воздухе, то во всех случаях в окраске их гемолимфы нельзя заметить разницы (Cuénot). Гемолимфа, выпущенная в тотчас же герметически закрывающийся сосуд, в нем не темнеет, но потемнение начинается при открытии сосуда; иногда после снятия первой пленки меланина образуется вторая, но по снятии второй третья не образуется; вокруг пузырьков воздуха, попавших в гемолимфу, также получается черная пленка. Меланоз особенно резко выражен у гусениц перед окукливанием. Кашица из растертых личинок мух *Lucilia*, *Musca* чернеет, и именно растворенные в воде ее части (Dewitz, Gessard, Weinland). Меланоз явно связан с пигментацией имаго. Новорожденный жук *Tenebrio molitor* не содержит в своем, еще не отвердевшем скелете никаких диоксибензольных дериватов, но после его затвердения они появляются; экстрагирование хлороформом удаляет жиры и этим усиливает посмертное образование меланинов; предварительная обработка спиртом также ускоряет меланоз; ацетон обуславливает лишь серое окрашивание; посмертный меланоз тормозится отнятием воды, кислотами, аммиаком, цианистым водородом, сильным нагреванием и охлаждением до -18° (Schmalfuss и Barthmeyer).

Предполагалось, что меланоз обуславливается окислением окрашенных белков гемолимфы и осаждением при этом зеленовато-черных у р а н и д и н о в (Krukenberg, Cuénot, Marchal); последние были отождествлены с меланинами (Fuerth); впрочем уранидинами были названы вообще вещества, буреющие и чернеющие на воздухе, нерастворимые ни в воде, ни в обычных растворителях жиров и липохромов и чрезвычайно стойкие по отношению к кислотам и щелочам. В меланозе думали видеть (Kruken-

berg, Cuénot) или выражение дыхательного процесса, или, наоборот, явление посмертное (Fredericq),¹ не имеющее дыхательного значения; затем ставили меланоз в причинную связь с углекислотой воздуха (Krukenberg) и, наконец, усмотрели в нем явление окисления атмосферным кислородом (Fredericq, Poulton). В настоящее время на меланоз смотрят как на процесс ферментный: почернение гемолимфы обусловлено образованием черных меланинов, а эти последние образуются путем окисления, при посредстве оксидазы — тирозиназы (Fuerth и Schneider) — из тирозина или веществ, близких к нему химически и находящихся в гемолимфе всегда в значительном количестве; тирозин же, как параоксифенил- α -аминопропионовая кислота, представляет характерный продукт триптического переваривания белков и как аминокислота является в значительной мере продуктом диссимиляции.

Меланоз усиливается в присутствии свободного кислорода, от взбивания, при небольшом прибавлении воды, в присутствии пористых тел (Krukenberg, Fredericq), слабых щелочей, соответствующих 0.05%-му раствору соды, и при слабом повышении температуры (Fuerth и Schneider); наоборот, он тормозится недостатком кислорода, так что даже не возникает в стерильных и герметически закрытых сосудах без кислорода (Fuerth и Schneider, Dewitz) или в атмосфере водорода (Barrat и Arnold); затем щелочами, даже 0.2%-м раствором соды, и кислотами, например даже 0.1%-й уксусной; далее, насыщением средними солями (Krukenberg, Fredericq), повышением температуры даже лишь до 30° (Fuerth и Schneider), наичаще до 40° (Dewitz, Gortner, Przibram, Brecher), причем нагревание до 70° уже совершенно прекращает процесс (Dewitz); наконец, предварительное перед кровопусканием нагревание насекомого в течение четверти часа до 50—55° также уничтожает меланоз выпущенной гемолимфы, нагревание же до 45° оказывается для этого недостаточным (Fredericq). Влияние света, повидимому, отсутствует (Fredericq, Dewitz). Интересно, что гемолимфа личинок *Calliphora* не буреет на воздухе, но тотчас чернеет после прибавки к ней пептона (Weinland); та же гемолимфа не чернеет на воздухе после голодания личинок, хотя ткани их или кашлица из них чернеют (Weinland); гемолимфа не чернеет и до голодания без прибавления к ней пептонов.

Наконец, для проявления меланоза необходимо определенное значение pH, и сдвиги этого значения в обе стороны от положения среднего тормозят или подавляют процесс (Przibram, Brecher; § 82).

§ 80. Ферменты меланоза. — Тирозиназа представляет, вероятно, целый комплекс ферментов (Schulz, Haehn); она изучена больше на растениях и других животных, чем на насекомых. Тирозиназа гемолимфы и тканей, вероятно, идентична с тирозиназой, открытой раньше в кишечнике *Tenebrio molitor* (Biedermann, Fuerth, Schneider, Haehn) и с тирозиназой из карто-

¹ У живого жука *Tenebrio molitor* после его выхода из куколки чернеют покровы и остается бесцветной гемолимфа; у мертвого — наоборот (Schmalfuss и Bussmann).

фельной шелухи (Haehn); по мнению последнего автора, тирозиназа насекомых представляется сложной и разлагается ультрафильтрацией по крайней мере на два компонента: термолабильный осадок и термостабильный фильтрат; осадок сам по себе не проявляет окисляющего действия, но получает эту способность после прибавления фильтрата, хотя бы прокипяченного. В соответствии с этим заключением стоит наблюдение, по которому в полостной жидкости *Tenebrio* тирозиназа встречается в двух видах — растворимом и нерастворимом, причем действие обоих однообразно (Gortner). Химизм окисления, вызываемого тирозиназой, также заставляет предполагать в составе последней присутствие по крайней мере двух оксидаз: аммониацидазы, отщепляющей аммиак, и фенолазы, конденсирующей фенол (Haehn). Получить тирозиназу в чистом виде путем осаждения спиртом не удастся (Fuertth и Schneider): им она, повидимому, разрушается (Gortner); но получение ее возможно по способу фракционированного высаливания через полунасыщение ее раствора серноокислым аммонием (Przibram и Brecher); по мнению этих последних, тирозиназа в теле насекомого, несмотря на внешнее разнообразие проявлений, одна, и хромоген для образования меланинов один, но при образовании меланинов участвуют разные гормоны.

Не у всех насекомых наблюдается меланоз (Cuénot); это говорит или за отсутствие тирозиназы, или за отсутствие хромогена; например у *Pyr-rhocoris* тирозиназы много, но меланоз нормально отсутствует, и только прибавка к светлой гемолимфе тирозина вызывает ее почернение (Schulz). В гемолимфе постоянное присутствие тирозиназы никем не отрицается; некоторые утверждают, что только в гемолимфе она и находится (Stechе и Waentig); обратно, есть указания на нахождение ее и в других тканях (Dewitz, Gessard): в покровах (Gortner), в жировом теле (Rocques), уже в зародыше, например у прусака, одновременно с тирозином (Phisalix), или она появляется раньше тирозина (Gessard). Далее, гемолимфа тутового шелкопряда у рас с белым коконом содержит значительно больше тирозиназы, чем у рас с коконами окрашенными, и чернеет на воздухе быстрее (Vaney и Pelosse). Наконец, искусственное введение внутрь тела гусениц *Cossus* и личинок *Tipula* посторонних тел в виде бактерий, инфузорий, мелких личинок, ниток вызывает усиление образования тирозиназы и меланинов: получают меланиновые капсулы вокруг этих инородных тел (Eckstein).

За время метаморфоза содержание тирозиназы обыкновенно сильно колеблется; количество ее у личинок мух якобы увеличивается по мере развития (Dewitz), что подвергается сомнению (Беляев); у гусениц тирозиназа при начале развития, как и в яйце, отсутствует (Hasebroek); гусеницы *Pieris* и *Vanessa* имеют слабую тирозиназу, активность ее возрастает к окукливанию, а затем снова падает (Brecher). У гусениц *Spilosoma* и *Arctia* количество тирозиназы изменяется при постэмбриональном развитии в связи с количеством, вязкостью и цветом гемолимфы в результате идущего водообмена и периодичности роста; путем изменения питания, например гусениц *Arctia caja* белой капустой, вызывается сильное падение концентрации

тирозины (Беляев).¹ Количественное определение тирозиназы на глаз по степени меланоза невозможно; выразительные числа получены методом измерения ее количества по количеству потребленного кислорода при действии 100 г кашицы из растертых насекомых на тирозин и паракрезол, как на подлежащие окислению вещества; получились следующие числа: для *Melolontha* на тирозин 75 куб. см кислорода, на паракрезол 170, для личинок мух соответственно 1250 и 900, для куколок мух соответственно 750 и 500, для мух в виде имаго 130 и 120, для гусениц тутового шелкопряда 70 и 65, для его куколок 190 и 150, для гемолимфы из последних 180 и 170, для бабочек 120 и 110; стоит отметить, что числа для гемолимфы куколок и для кашицы из всех их тканей получились почти одинаковые, из чего позволительно заключить, что тирозиназа находится и в тканях; при воздействии кашицы на тирозин освобождалось значительное количество углекислоты, при действии на паракрезол последней освобождалось очень мало (Batelli и Stern).

Условия действия тирозиназы в общем параллельны условиям, влияющим на меланоз; но необходимо к приведенному выше добавить, что синие лучи тормозят действие тирозиназы, желтые возбуждают его, хотя после их долгого действия наблюдается обратное влияние — торможение, и что нагревание до 50 и 60° дает появление не черных, а промежуточных окрасок (Przibram и Brecher; § 82); вообще торможение действия тирозиназы происходит при температуре не ниже 40° (Dewitz, Gortner, Przibram и Brecher, Schmalfuss и Werner), для куколок *Deilephila* — даже при 30° (Fuerth и Schneider). Ультрафиолетовые и синие лучи сдвигают pH гемолимфы в щелочную сторону и этим изменяют активность оксидаз, в том числе и тирозиназы (Przibram). Оптимальным для действия тирозиназы значением pH является у гусениц *Spilosoma* 6.2 (Беляев), у гусениц *Pieris* и *Vanessa* от 6.0 до 6.6 (Brecher); кислотным пределом действия является pH в 5.0 (Беляев); для личинок *Tenebrio* пределы вообще указываются между 6.0 и 8.0 (Rapper и Speakman).

Механизм действия тирозиназы как процесс окисления ею тирозиноподобных и вообще циклических продуктов белкового распада протекает при поглощении свободного кислорода (Fredericq, Fuerth) и освобождении углекислоты и аммиака (Przibram и Brecher, Sosnowski, Weinland, Бах, Batelli и Stern); в качестве промежуточного к меланинам продукта указывается гомогентизиновая кислота (Przibram и Brecher); в результате образуется вещество поли-окси-индигового ряда (Haehn) при весьма сложном процессе (Бах), в котором можно различить (Haehn, Chodat и Schweizer) три фазы: во-первых, гидрокластическое отщепление аммиака при образовании альдегида; во-вторых, окисление, при котором к ароматическому

¹ Есть мнение, что некоторые хромогены могут давать меланины даже в отсутствии какого бы то ни было фермента, через прямое окисление в щелочной среде (Przibram). Эти случаи «отсутствия» фермента на тирозин (Hasebroeck) могут быть истолкованы в том смысле, что наличная тирозиназа еще слаба для действия на тирозин и может действовать только на диоксифенилаланин (Przibram, Verne).

ядру присоединяется гидроксил, и, в-третьих, конденсацию получившихся полифенолов в меланин; первая фаза производится аммониацидазой, которая представляется в составе тирозиназы специфической частью, третья — фенолазой, также входящей в состав тирозиназы как сложного фермента; при первой фазе получается красное окрашивание, из чего следует, что при действии тирозиназы на тирозин получают сперва продукты, легко окисляемые пероксидазами, фенолазой и перекисью водорода, но что эти окислители прямо на тирозин не действуют. По другим данным, тирозин под влиянием тирозиназы дает 5,6-дигидроксииндол и 5,6-дигидроксииндол-2-карбоновую кислоту (Rapper).

Наконец, по новейшему толкованию (Михлин), тирозиназа, как монофенолоксидаза, окисляет тирозин и другие производные монофенола — параоксифенилаланин, параоксифенил-пропионовую кислоту, параоксифенилуксусную кислоту и паракрезолы — в конечные продукты окисления — меланины, как вещества еще не установленного состава и представляющие, вероятно, смеси продуктов конденсации окисленного тирозина. Первым продуктом окисления тирозина является диоксифенилаланин, который далее окисляется в соответствующий хинон; оба бесцветны; в молекуле хинона происходит перегруппировка: азот боковой цепи становится в ядро вновь образующегося пятичленного кольца, давая этим начало индольной группировке, а два водорода переходят, также из боковой цепи, в бензольное кольцо; получается 3,4-диоксидигидроиндолкарбоновая кислота, которая окисляется, дегидрируется в «красное» вещество — строения хинона; последнее путем внутреннего перемещения атомов водорода снова переходит в бесцветное вещество и дальше, после декарбоксилирования, в следующий продукт и, наконец, невыясненным путем — в меланин; окисление монофенола в дифенол — реакция не ферментная и осуществляется примесью хинона; фермент только окисляет образующийся дифенол в соответствующий хинон; физиологическое значение тирозиназы определяется образованием, через диоксифенилаланин, животных пигментов (Михлин).

В работах над действием тирозиназы действие это ставится в связь с изучением процесса окисления 3-4-ди-окси-фенил-аланина, или сокращенно, по начальным буквам латинского алфавита, допа, в допамеланин при посредстве допаоксидазы в коже человека (Bloch); допа, то есть диоксифенилаланин, представляет окситирозин, являющийся оксифенилаланином; допаоксидаза весьма специфична и окисляет единственно допа: фермент «настроен» исключительно на это соединение и действует в присутствии свободного кислорода. Но, по мнению некоторых (Przibram, Dembowski, Brecher), допаоксидазу нельзя отличить от тирозиназы, ибо дело не в специфичности допаоксидазы, а в легкой окисляемости диоксифенилаланина, который представляет хороший индикатор на тирозиназу и окисляется даже без фермента. По другим данным, допаоксидаза предсуществует, тирозиназа же появляется позже (Hasebroek).

У пилильщиков допа обнаруживается в коконе, проявляясь уже у зрелых личинок, переходя с шелком в кокон и исчезая перед окончанием его плетения (Sciaccchisano). Опыты с бабочкой *Cymatophora or*, именно

с ее меланистической формой *albigensis*, недавно появившейся около больших промышленных городов с их загрязненной атмосферой, дают основания предполагать, что допаоксидаза является первичной оксидазой, передаваемой наследственно через яйцо, а тирозиназа развивается лишь впоследствии, ибо от экстрактов из яиц или кишечника и шкур гусениц чернеет только допа, а не тирозин; следовательно, данный случай рецессивного возникновения меланизма обуславливается двумя хромогенами — и тирозином и диоксифенилаланином (Hasebroek; § 81); допаоксидаза активна даже при 80° (Schmalfuss и Werner).

§ 81. Хромогены меланинов. — По вопросу о химической природе меланина и его меланогенов мнения довольно разнообразны. По одним, меланогенным веществом является, главным образом, тирозин,¹ затем идет диоксифенилаланин; кроме них, вероятны и другие циклические продукты белкового распада: фенилаланин, триптофан или индоламинопропионовая кислота, далее гистидин, пролин, оксипролин, гомогентизиновая кислота, превращающиеся в меланины через гидроксилирование (Fuerth, Buddenbrock). По другим мнениям, хромогеном является вовсе не тирозин, несмотря и на то, что прибавление капли гемолимфы к чистому его раствору вызывает немедленное его почернение, но во всяком случае вещество с ароматическим ядром (Biedermann). Дифенолы, например триптофан, паракрезол, гомогентизиновая кислота, гидрохинон, дают только слабую буроватую окраску (Hasebroek). По другим данным, меланины возникают через полимеризацию соединений индольного кольца, которые, в свою очередь, являются дериватами, путем окисления и смыкания колец тирозина (Baldwin, Thunberg); тирозин, как моноксифенилаланин, окисляется при действии тирозиназы, и первым продуктом этой реакции является 3-4-диоксифенилаланин; реакции дальнейшего окисления развиваются еще легче: очень слабая тирозиназа может действовать как допаоксидаза; таким образом, различные ароматические соединения, с одной или с большим числом фенольных групп, могут служить исходными хромогенами для образования меланинов (Cordier). По последним данным, меланоген или идентичен с тирозином, потому что для него получены все характерные на тирозин реакции на гусеницах *Deilephila vespertilio* (Fuerth), *Pieris brassicae* (Brecher), *Tenebrio molitor* и *Tibicen septendecim* (Gortner) и добыты его кристаллы, не отличимые от кристаллов тирозина, на многих гусеницах (Schulz) и личинках *Lucilia caesar* (Gessard); или же чрезвычайно близок к нему (Fuerth и Schneider, Brecher).² Наконец, или хромоген этот считается единственным, хотя при образовании меланинов участвуют различные «гормоны» (Brecher), или признается возможность существования и других иризиноподобных меланогенов (Schulz, Fuerth).

¹ В водной вытяжке из лакового червеца *Lakshadia mysorensis* получен свободный тирозин приблизительно с 2.5% растворимого азота (Rao и Sreenivasaya).

² Прибавление тирозина к гемолимфе тутового шелкопряда ускоряет меланоз: цвет гемолимфы через полчаса становится темносерым, а через 45 минут черным; без прибавления тон остается светлосерым (Teodoro).

Бренцкатехин и гидрохинон, то есть диоксibenзолы, дают с растворами тирозиназы также окрашивание: первый — красно-желтое, переходящее затем в бурое и, наконец, в черный осадок; второй — красное, дающее затем буро-черный осадок (Przibram и Brecher); также быстрое покраснение, а затем побурение и почернение вызывает и прибавка даже следов гидрохинона к гемолимфе насекомого (Biedermann). Образование темного пигмента цикад обусловлено окислением какого-то растворимого в воде аминокфенола (Gortner).

§ 82. Меланины. — Образующиеся при меланозе пигменты — м е л а н и н ы — бурого, черного или черно-фиолетового цвета нельзя считать идентичными во всех случаях; наоборот, в зависимости от исходного продукта необходимо говорить о меланинах разных; все они характеризуются в элементарном составе отношениями между биогенами N : H : C как 1 : 5 : 5, но не все содержат серу или железо; наиболее характерны для них их нерастворимость и стойкость; некоторые растворяются только в горячей крепкой серной кислоте, иногда растворимы они и в крепкой соляной; азотная кислота нитрует и разлагает их; в крепких щелочах некоторые растворяются более легко; при сплавлении со щелочами и при сухой перегонке меланины дают аммиак, пиррол, пиридин, индол, скатол, синильную кислоту, фенольные соединения, янтарную, щавелевую и летучие кислоты (Fuerth и Jerusalem). Элементарный анализ дает для меланинов животного происхождения, в процентах, С 52.77, Н 4.16, N 7.62, О 35.44; или, по другим анализам, С 48.9—60, Н 3—7.6, № 8—13, S 0—13 и следы железа (Biedermann); для меланина из *Melolontha* С 52.04, Н 5.53 (Ischizaka). Если сравнить эти числа с числами для тирозина, С 59.67, Н 6.07, N 7.73, О 26.53 (Biedermann), то можно сделать вывод, что образование меланинов из тирозиноподобных хромогенов представляет конденсационный процесс, сопровождаемый уменьшением водорода и увеличением кислорода при сравнительно полном сохранении отношения между углеродом и азотом (Fuerth). Меланины легче воды; поэтому они образуют часто именно на поверхности гемолимфы зерна или пленки иногда звездчатые фигуры или сети, похожие на нити свертков фибрина (Rengger). К характеристике меланинов добавляют следующее: сера может входить в их состав, но не представляется их существенной частью; железо в составе играет важную роль; меланины разные, тем не менее очень близки один к другому; к меланинам как результирующим веществам ведут продукты окисления тирозина, среди последних диоксифенилаланин; образуются меланины под влиянием допаоксидазы, превращающей «истинный» меланоген, получающийся из тирозина; меланины не флуоресцируют и не обладают фогдинамическим действием; к функциям их относится и поглощение ультрафиолетовых лучей (Schaaf).

Искусственно получены переходные к меланинам вещества; именно, при помощи легкого повышения температуры и других воздействий оказалось возможным меланоз замедлять и как бы тормозить на промежуточных ступенях развития черного пигмента: предварительное нагревание раствора тирозиназы до 40° дает не фиолетово-черное, а красное окраши-

вание, причем щелочная среда благоприятствует появлению красной окраски, кислая — синей; при минимуме тирозиназы получается окрашивание зеленое; эти промежуточные окраски обозначены как «начальные»; красное переходное окрашивание получается также при недостатке кислорода и действии на растворы тирозиназы азотной кислоты; наконец, при подогревании до 50° получается слабозеленое окрашивание растворов тирозина, а при 60 и 70° — изменение тирозиназы (Przibram и Brecher). Замечательно получение зеленого окрашивания в следующих случаях: при смешении гемолимфы зеленых куколок *Pieris brassicae* с бесцветным раствором тирозина; после предварительного нагревания до 60° гемолимфы того же насекомого любого типа окраски; при разбавлении гемолимфы куколок любого типа окраски; при разбавлении гемолимфы куколок любого типа физиологическим раствором и нагревании до 100° после прибавления тирозиназы (Brecher); эти наблюдения показывают, что зеленая окраска гемолимфы далеко не всегда обусловлена присутствием в ней хлорофиллоидов (§ 74).

§ 83. Прочие ферменты гемолимфы. — Кроме комплекса ферментов, называемого тирозиназой, кроме допаоксидазы и недоказанного фибрин-фермента, в гемолимфе обнаружен ряд других ферментных веществ. Прежде всего, гемолимфа лабораторных насекомых оказалась богатой оксидазами вообще, в частности гемолимфа тутового шелкопряда (Kawase, Suda и Saito), личинки *Gastrophilus* (Kemner). В гемолимфе *Tenebrio*, *Hydrophilus*, *Dytiscus*, *Cossus*, *Camponotus*, *Porthesia*, *Agrion*, *Culex*, *Ephemera* доказано присутствие пероксидазы, действующей на гваяковую настойку, и каталазы (Ostwald). Гусеницы *Porthesia* и муравьи *Camponotus* оказались особенно богатыми каталазой и бедными пероксидазой, а так как свет разлагает растворы каталазы — наиболее солнечный, менее фиолетовый, еще менее желтый, — то содержание каталазы в гусеницах оказалось зависящим от освещения: на свету, с наименьшим содержанием каталазы, они прибавлялись в весе, в темноте — наоборот; с наибольшим содержанием каталазы они погибали скорее других; явления, впрочем, оказались сложными и пока недостаточно изучены; на содержание пероксидазы у *Porthesia* освещение влияет в обратном отношении к тому, что наблюдается для каталазы (Ostwald).

Своеобразно, что гемолимфа тутового шелкопряда у европейских рас содержит сильную амилазу, в то время как у рас японских амилазы нет; в кишечнике — положение обратное; то же наблюдение якобы относится и к каталазе (Matsumura). При недостаточном питании гусеницы тутового шелкопряда падает активность как амилазы, так и особенно каталазы гемолимфы; между жизненной энергией гусеницы и активностью каталазы в ее гемолимфе существует тесная связь: во время личиночной жизни второго поколения рука об руку вместе с восстановлением силы и роста тела от хорошего питания идет и повышение активности ферментов (Yamafuji, Goto и Tio). Личинки *Tenebrio* и имаго *Dytiscus* и *Hydrophilus* богаты пероксидазой; последняя отделяется от каталазы 50%-м алкоголем, причем каталаза остается в осадке. Пероксидаза констатирована далее

в гемолимфе у *Deilephila euphorbiae* (Fuerth и Schneider), у женских гусениц *Smerinthus populi* и *S. ocellatus*; ее мало у мужских куколок *Malacosoma neustria* (Geyer), много у голодающих личинок *Tenebrio* (Biedermann), много у *Ephippium* и *Carabus*, в особенности после долгого стояния на воздухе (Portier).

Обильное присутствие в гемолимфе насекомых оксидаз указывает на первостепенное участие ее в процессах дыхания, и именно ферментного; меланоз, может быть, является одним из отражений этих окислительных процессов в гемолимфе; участие гемолимфы с ее окислительно-восстановительными процессами в процессе тканевого дыхания разобрано в главе о газообмене и, вероятно, является первостепенным.

Наряду с оксидазами, гемолимфа содержит и восстанавливающие редуктазы (Dewitz), причем вытяжки из женских куколок обладают более сильной восстановительной способностью на перекись водорода, чем таковые из куколок мужских; возможно, что это лишь частное выражение общей закономерности, по которой женский организм обладает большей редукционной способностью (Dewitz; § 77).

Из прочих ферментов в гемолимфе гусениц указано присутствие обычных пищеварительных ферментов как в ее плазме, так и в гемоцитах: амилазы, мальтазы, протеазы и, вероятно, инвертазы (Jameson и Atkins, Dirks); у гусеницы *Prodenia* инвертазы и липазы (Babers). Нахождение своеобразной липазы — церазы в гемоцитах описано Метальниковым. В жировом теле, обычно пропитанном гемолимфой, кроме только что перечисленных пищеварительных ферментов указана из глюкозидаз арбутиназа (Dircks). Из ассимиляционных ферментов для гемолимфы тутового шелкопряда указывается отщепляющая азот дезамидаза (Shinoda). В общем экстракте, следовательно, вероятно, и в гемолимфе *Melolontha*, *Lytta*, кошенили, домашней мухи, обнаружено присутствие фермента, растворяющего фибрин с образованием альбумоз (Kobert). В экстрактах из *Coccinella*, *Lytta*, *Melolontha* найдены диастаза, затем ферменты, расщепляющие глюкозиды, амигдалин, салицин, арбутин, гелицин, кониферин, эскулин, но не синигрин (Kobert); впрочем, нахождение этих ферментов в гемолимфе требует более тщательного доказательства.

Наконец, в состав гемолимфы входит ряд веществ, которые можно объединить только по их физиологическим — «ядовитым» свойствам; описания их даны в главе о секреции ядов; весьма вероятно, что «яды» гемолимфы представляют секреты других тканей и поступают в гемолимфу лишь вторично.

О гормонах гемолимфы даны сведения в главе о гормональной координации.

Иммунитет

§ 84. Явления иммунитета. — Явления иммунитета у насекомых, изучавшиеся по аналогии теми же методами, что и у млекопитающих, оказались во многих отношениях сходными с соответствующими явлениями у этих последних и вообще у высших позвоночных (Метальников). Имму-

нохимия гемолимфы насекомых исследована, главным образом, на гусеницах пчелиной огневки *Galleria mellonella* (Метальников) и других чешуекрылых (Paillot); явления иммунитета и бактерицидные свойства гемолимфы оказались в некотором отношении неожиданными.

Прежде всего своеобразны степени естественного иммунитета насекомых или, что то же, степень вирулентности микробов по отношению к насекомым.¹ Микробов по их действию, по крайней мере на гусениц *Galleria* можно разделить на три группы (Метальников): в первую входят микробы к которым гусеницы совершенно иммунны, — это, например, микробы туберкулеза, проказы, дифтерии, столбняка, стрептококки, *Staphylococcus albus*; во вторую группу входят микробы, убивающие гусениц при прививке лишь в больших дозах, — это, например, микробы чумы, холеры, дизентерии, тифа, паратифов А и В, гонококки, *Staphylococcus aureus*; микробы третьей группы убивают гусениц при прививке уже и в малых дозах, — это *Vibrio metshnikovi*, *Bacillus coli*, *B. pyocyaneus*, *B. proteus*, *Bacterium galleriae*.² Получается градация вредоносности, обратная той, которая наблюдается для этих возбудителей по отношению к человеку; это обратное отношение подтверждено неоднократно, причем оказалось, что наименее восприимчивыми к этим «безвредным» бактериям являются гусеницы, а наиболее куколки; бабочки стоят между ними (Shigasaki). Личинки *Calliphora* по отношению к гнилостным бактериям почти совершенно иммунны (Богданов). Гусеницы молочайного бражника иммунны к вирусу водобоязни, и гемолимфа их через сутки после инъекции уже не вызывает заражения кролика (Gedroyč). Гусеница тутового шелкопряда невосприимчива к дифтерии и стафилококкам (Метальников). Следовательно, по степени вирулентности к насекомым наиболее для них опасными являются сапрофиты, вроде *Bacillus subtilis*, затем кишечные, вроде микробов холеры, тифов, а самыми безвредными являются наиболее опасные и пожалуй наиболее специфичные для человека. Вирулентность микробов, вообще весьма специфичная, может нарастать или, наоборот, падать до создания некоего симбиоза (Paillot); так, возбудитель проказы вступает с гусеницами *Galleria* как бы в симбиотические отношения (Toumanoff); наоборот, *Azotobacter* у тлей из симбионта может превратиться в паразита (Paillot). Высказано положение, будто патогенность микробов обратно пропорциональна хемотропизму по отношению к ним фагоцитов (Метальников).

Практически-медицинский интерес к иммунитету некоторых насекомых против туберкулеза и среди них на первом плане гусеницы *Galleria* (§§ 37 и 71)³ вызвал следующие наблюдения. Кроме всесторонне изученной в этом направлении *Galleria*, чрезвычайно выраженным естественным

¹ Вирулентность микроба, по Bordet, есть не что иное, как его иммунитет по отношению к организму хозяина, а иммунитет хозяина есть вирулентность его по отношению к микробу; оба явления взаимно непостоянны.

² Инъекция *Bacterium galleriae* губит гусеницу, даже не вызывая у нее фагоцитоза (Метальников).

³ Однако от туберкулеза рыб *Galleria* гибнет.

иммунитетом против туберкулеза обладает медведка *Gryllotalpa vulgaris*; она выносит сильные дозы очень вирулентных культур без всякого заболевания; фагоцитоз и капсулирование бактерий ведут к их полному перевариванию, также и в развитых фагоцитных органах и *in vitro*; в китайской фармакопее медведка стоит как лечебное средство от туберкулеза (Метальников и Meng). К туберкулезу невосприимчивы или весьма устойчивы затем гусеницы тутового шелкопряда и кукурузного мотылька (Метальников, Chorine, Toumanoff, Zernoff). Туберкулезных микробов переваривают также фагоциты капустницы, боярышницы и других гусениц; особенно хорошо их заглатывают микронуклециты, но переваривают лучше макронуклециты (Hollande и Aghar); их переваривание идет также у *Dixippus* (Toumanoff), и вообще их фагоцитоз и растворение в гемолимфе можно якобы наблюдать у большого ряда насекомых самых разных отрядов (Блок); следовательно, этот процесс не связан со специфической церазой, растворяющей воск у *Galleria*, гемолимфа которой переваривает эти микробы вместе с их восковой оболочкой также и *in vitro* (Метальников).

Итак, естественный иммунитет насекомых к бактериальным заболеваниям, обнаруживаемый экспериментально, очень велик. Но по отношению к методике приведенных выше определений необходимо сделать следующие оговорки. Во-первых, в громадном большинстве случаев заражение удастся только путем инъекции бактериальных культур прямо в полость тела и относительно в очень больших дозах, в то время как естественным путем — через рот или покровы — заражение не удастся даже с наиболее вирулентными микробами;¹ успешное заражение естественным путем экспериментально доказано для *Coccobacillus acridiorum* по отношению ко многим насекомым, для *Streptococcus bombycis* к тутовому шелкопряду и *Coccobacillus ellingeri*, *Vibrio leonardi*, *Bacterium galleriae* и *B. prodigiosum* по отношению к *Pyrausta nubilalis* (Метальников). Во-вторых, вирулентность культур при их пересевах и хранении, как правило, падает, и для ее восстановления необходим пассаж через насекомое; *Coccobacillus acridiorum* теряет вирулентность для *Schistocerca* при пересевах на бульоне и требует для ее восстановления 10—12 пассажей через насекомое (d'Herelle); вирулентность *Bacillus apis* сохраняется только при пассажах от пчелы к пчеле (Метальников и Kostritzky); вирулентность пневмококка усиливается при пассажах через *Galleria* (Метальников).

§ 85. Бактерийные токсины. — Что касается непосредственного действия бактериальных токсинов, то разные насекомые проявляют к ним разную чувствительность. Личинки жука-носорога не чувствительны к инъекции многих токсинов, в том числе и столбнячного, который выводится из их организма в неизменном состоянии (Мечников). Гусеницы

¹ В некоторых случаях бактериальные эпидемии среди насекомых, возникающие, казалось бы, естественным путем контакта, вызываются также введением микробов непосредственно в гемолимфу через уколы паразитами; так, эндопаразит *Dibrachys boucheanus* при откладке своих яиц прививает трех микробов — палочковидного, диплококка и стафилококка.

Galleria не чувствительны к инъекциям токсинов столбняка (Недригайлов, Метальников), туберкулеза, холеры, дизентерии, токсина *Bacterium gallieriae* (Метальников), к туберкулину (Hollande и Aghar). Но эндотоксины *Bacterium gallieriae*, холеры из культур, подогретые до 60°, оказываются весьма ядовитыми (Метальников); вопреки сказанному выше, гусеницы *Galleria* очень чувствительны к дифтерийному токсину, инъекция которого вызывает пассивный иммунитет (Chorine). Гусеницы тутового шелкопряда очень чувствительны к токсину *Bacterium sotto* (Aoki и Shigasaki).¹

При опытах по выяснению возможности выработки у *Galleria* анти-токсинов против дифтерийного и столбнячного токсинов получены разные результаты: или инъекции переносятся безнаказанно, и в течение значительного времени токсин остается в теле гусеницы неизменным и не нейтрализуется (Недригайлов); или столбнячный токсин совершенно безвреден, а дифтерийный ядовит (Chorine). Попытки заставить *Galleria* выработать активный иммунитет против дифтерийного токсина дали положительный результат (Chorine). У *Galleria* можно получить пассивный иммунитет против дифтерийного токсина путем инъекции гемолимфы из гусениц, получивших прививку токсина; из этого делается вывод, что гусеницы могут приобретать иммунитет против токсина и что этот иммунитет обусловлен выработкой нейтрализующего токсин вещества, аналогичного антитоксину (Chorine).

§ 86. Клеточный — фагоцитный иммунитет. — По вопросам о способах противодействия организма насекомых болезнетворному влиянию микробов принято считать, что оно происходит как при помощи фагоцитоза (§ 71), так и путем вызова в плазме гемолимфы ответных реакций, при которых многоклетный организм вообще образует в своих жидкостях ряд антител или антиферментов; вследствие того, что эти вещества у насекомых с достаточной полнотой еще не исследованы, взгляды на вопрос об иммунитете у насекомых разделились: одни авторы (Метальников, Недригайлов) признают главным образом клеточную — фагоцитную — теорию иммунитета (Мечников), другие (Paillot) — лишь химическую, гуморальную (Ehrlich). Явления фагоцитоза у насекомых в общих чертах описаны в § 71; к этому описанию должно прибавить следующие данные. В отличие от атроцитоза, состоящего в одном поглощении или вбирании в себя амебозидными клетками мелких посторонних частиц, фагоцитоз всегда связан с «перевариванием» этих частиц, то есть характеризуется наличием пищеварительного процесса (§ 71). При экспериментальной инфекции фагоцитоз у насекомых или начинается быстро и развивается энергично, или медленно и постепенно, или не наступает вовсе; различия обуславливаются специфическими особенностями микробов; между вирулентностью и способностью вызывать фагоцитоз обычно наблюдается обратная зависи-

¹ Далее, гусеницы *Galleria* весьма чувствительны к кобратоксину змей, веществам желчи и сыворотки холоднокровных позвоночных (Метальников), арахнолизину пауков (Недригайлов), что вызывается, вероятно, воздействием этих веществ прямо на гемоциты (Метальников, Недригайлов). Личинки жука-носорога *Oryctes* и майских жуков *Melolontha* гибнут от яда скорпиона (Мечников).

мость (Метальников). Скорость фагоцитоза весьма специфична; у *Galleria* фагоцитоз *Staphylococcus*, *Micrococcus* и туберкулезного микроба совершается быстро, микроба проказы — очень медленно (Метальников). При заражении *Galleria* и кукурузного мотылька наиболее патогенным для них *Bacterium galleriae* фагоцитоза совсем не бывает (Метальников). Но, конечно, характер фагоцитоза зависит не только от вида микроба, но и от возраста насекомого и факторов внешней среды; так, фагоцитоз у *Galleria* идет только при 15—20°, а при 10° его уже нет (Метальников).

Специфичность фагоцитарной реакции выражается также в разном, но определенном изменении гемоцитарной формулы (§ 68) при разных инфекциях (Метальников, Tateiwa); в большинстве случаев при развитии фагоцитоза число пролейкоцитов увеличивается до 90%, число клеток со сфероидами увеличивается также: изменение формулы, повидимому, указывает на способность одних клеточных элементов переходить в другие, меняя свою внутреннюю структуру (Метальников); при заражении *Galleria* *Staphylococcus aureus* обнаруживаются сильно увеличенные числа гемоцитов вообще и среди них особенно клеток со сфероидами; при этом у гусениц с прижженным заднегрудным узлом это увеличение несравненно более слабо, чем у нормальных (Skobeltzine); обратно, при заражении *Galleria* протистом *Leptomonas* число гемоцитов падает параллельно с размножением *Leptomonas*, и гемоцитарная формула приобретает эмбриональный характер (Zotta и Teodoresco); при куколичном гистолизе личинки *Caliphora* масса кишечных микробов освобождается и попадает в полость тела куколки, где быстро ликвидируется фагоцитами: имаго через несколько часов оказываются вполне стерильными (Balzam).¹

Заглоченные бактерии распадаются на гранулы или дают ряд вакуол на периферии фагоцита; большею частью такие фагоциты удаляются из гемолимфы и пристают к какому-либо органу, образуя на нем скопления; иногда изменение бактерий сводится к их набуханию и растворению; по цитологической картине можно определить род заражения; иногда изменения внутри фагоцитов настолько велики, что клетки разрушаются; реакция в них, судя по окраске нейтральротом, вначале слабо кислая, сменяется на щелочную. При инъекции очень больших доз слабо вирулентных холерных вибрионов, также сарцины и стафилококка, несмотря на обширный фагоцитоз и бактериолиз гусеницы *Galleria* погибают, вероятно, вследствие отравления: получается «стерильная смерть»; но при заражении огромными дозами чумного микроба фагоцитоз начинается немедленно, и, если все микробы оказываются заглоченными, то наступает выздоровление (Метальников). Вообще же при избытке заглоченных микробов

¹ Далее отмечено некоторое своеобразие в «поведении» разных форм гемоцитов. Указывается например, что в результате инфекции *Galleria* первыми появляются «на борьбу» многоядерные гемоциты, за ними идут пролейкоциты; клетки со сферами также активируются в общей картине фагоцитоза (Метальников); по другим данным, у *Galleria* во всех ее фазах главную роль при фагоцитозе играют пролейкоциты (Li Hao). При инъекции смеси *Bacterium galleriae* со *Staphylococcus* или *Micrococcus* происходит «различение» и заглатывание только вторых микробов (Метальников).

фагоциты сами разрушаются как бы под влиянием отравления, и после переваривания микробов часть их пигмента переходит в гемолимфу и выделяется мальпигиевыми сосудами и перикардальными клетками. Наконец, при избытии микробов фагоциты окружают их скопления, сливаются в многоядерные синцитии — гигантские клетки, которые окружаются с поверхности пролейкоцитами и образуют капсулы (§ 71); эти синцитии и капсулы или остаются неизменными в гемолимфе до имагинальной стадии, или, например в случае сибирской язвы, перемещаются под гиподерму гусеницы, где гемоциты капсулы, обращенные к кутикуле, растворяют последнюю, что ведет к выходу непереваренных бактерий и образовавшегося из них бурого пигмента на поверхность тела подобно вскрытию «абсцесса».¹

У гусениц тутового шелкопряда при заражении их гаттиной, *Streptococcus bombycis*, фагоцитоз не ограничивается гемолимфой, но микробы задерживаются или заглатываются также и другими клетками — перикардальными, мышечными, трахейными: происходит их агглютинация и возникает контактный иммунитет (Cantakuzène). Это явление подводит наблюдателя к представлению о так называемых фагоцитных органах. Есть некоторые основания допускать также наличие «незавершенного» фагоцитоза, когда заглоченные фагоцитами микробы, не будучи переваренными, то есть уничтоженными, находят внутри фагоцитов убежище от бактерицидного действия гемолимфы; такая форма незаконченного фагоцитоза является при иммунитете фактором отрицательным (Paillot).

Большинством исследователей преимущественное значение у насекомых признается за иммунитетом фагоцитным; в частности, в пользу взгляда, что у насекомых иммунитет является даже почти исключительно клеточным, приводится указание, что отсутствие его у *Galleria* почти никогда не наблюдается, за исключением случаев инфекции *Bacterium galleriae*, пневмококками и немногими другими микробами.

§ 87. Гуморальный иммунитет. — Обратно, против теории исключительно фагоцитного иммунитета у насекомых выставляется также значительное число фактов. Так, *in vitro* гемоциты *Melanoplus* не реагируют на *Coccobacillus acridiorum* (Glaser), а гемоциты *Pieris brassicae* — на присутствие *Bacillus liparis* (Paillot); гусеницы *P. brassicae* и *Vanessa urticae* обладают энергичными фагоцитами, но вместе с тем очень слабой сопротивляемостью по отношению к *Bacillus liparis*, который фагоцитозу вообще подвергается легко, но вместе с тем способен даже размножаться внутри фагоцитов этих гусениц (Paillot); микроб птичьего туберкулеза не захватывается фагоцитами, и в то же время гибнет (Biron); вообще микробы нередко гибнут и вне фагоцитов (Недригайлов), хотя, вероятно, от выделяемых наружу внутриклеточных ферментов; инъекция *Bacillus melolonthae* в гусеницу *Agrotis segetum* ведет при 24° через 6—7 часов к полной дефор-

¹ Образование капсул можно вызвать инъекцией суспензии из частиц целлоидина (Iwasaki).

мации свободно плавающих в гемолимфе бацилл, в то время как микробы заглоченные, внутри микронуклеоцитов, остаются неизмененными (Paillot); если эти гусеницы выживают после первой инъекции этих микробов, то они приобретают иммунитет и гораздо быстрее реагируют на повторное заражение: вместо 7—8 часов всего через 30—50 минут, что указывает на иммунитет гуморальный (Paillot); указанные микробы, пробывшие известный срок в гемолимфе, будучи впрыснуты неиммунизированным гусеницам, очень быстро подвергаются бактериолизу (Paillot). Из этих и подобных им фактов делается общее заключение, что источник бактерицидных веществ — не в гемоцитах и что вся теория фагоцитоза у насекомых представляет собою только параллель с аналогичными явлениями у позвоночных (Paillot),

Непосредственные поиски у насекомых агентов гуморального иммунитета давали в более ранних работах над *Galleria* (Метальников, Недригайлов) отрицательный результат: гусеницы быстро, в несколько часов, иммунизируются против введенных в них чуждых веществ и бактерий, но в их гемолимфе не образуется ответных антител в форме бактериолизина, гемолизина, агглютининов, преципитинов, антитоксинов и тел, связывающих комплемент, опсопинов;¹ разве только против микробов холеры и дизентерии (Метальников) и *Bacterium melolonthae* (Paillot) обнаружено присутствие бактериолизина.

Параллельные, чисто бактериологические исследования бактерицидных свойств гемолимфы *Galleria* по отношению к возбудителям холеры, брюшного тифа, дизентерии, *Staphylococcus flavus*, предпринятые в поисках за компонентами в гемолимфе, дали также отрицательный результат; прибавление гемолимфы гусениц к смесям из гемолитических амбоцепторов и соответствующих эритроцитов не вызывало гемолиза последних; в гемолимфе гусениц обнаружены только «неспецифические» и термостабильные вещества, способные разрушать бактерий; эта гемолимфа не способна также агглютинировать бацилл брюшного и мышинного тифа, холеры, стафилококков и не содержит ни опсопинов, ни антитоксинов; иммунитет *Galleria* представляется чисто фагоцитным, без участия антител; даже при инфекции чумными бактериями и пневмококками наблюдается только фагоцитоз и образование синцитиев (Недригайлов); антитела, если и образуются, то имеют совершенно второстепенное значение (Метальников, Поярков).

Однако, утверждение, будто антитела в гемолимфе насекомых вообще не образуются, поколеблено хотя бы следующими фактами. Гемолимфа иммунизированных насекомых вообще инактивирует микробов *in vitro*; гусеницы *Galleria*, которым инъецировалась гемолимфа гусениц, иммунизированных нагретой культурой *Bacillus danyszii*, получают пассивный иммунитет против этого микроба; то же и на тех же объектах наблюдается для Ва-

¹ Опсопины (Wright) восстанавливают активность гемоцитов после ослабления их выделениями бактерий; антитоксины нейтрализуют бактериальные яды; агглютинины и бактериолизины убивают бактерий или замедляют их рост и развитие путем воздействия на их оболочку и плазму; процесс бактериолиза происходит только при наличии двух тел: термостабильного, специфического алексиона (Bordet), или амбоцептора (Ehrlich), и термолабильного, не специфического фиксатора (Bordet), или компонента (Ehrlich); химически эти вещества неуловимы, но представляют описательные формулы вполне реальных явлений.

cillus subtilis и *Coccobacillus acridiorum*; следовательно в гемолимфе иммунизованных гусениц находились антитела, хотя может быть и не специфичные (Chorine, Zernoff); наконец, наблюдается, что этих гусениц можно иммунизовать против токсина дифтерии путем его прививок (Chorine). У гусеницы тутового шелкопряда, если антитела и не образуются, то гемолимфа все же бактерицидна (Couvreur и Чахович). Гемолимфа *Galleria* in vitro не «бактерицидна», но деформирует бактерий: явление напоминает феномен Исаева — Пфайфера (Недригайлов); этот феномен получается, в частности, после инъекции мало вирулентных штаммов холерного вибриона: микробы без фагоцитоза распадаются на гранулы; после инъекции *Bacterium tumefaciens* этот распад закончен через 4—6 часов. Уничтожение возбудителя брюшного тифа, а также сенной палочки, при заражении ими личинки *Tenebrio*, рассматривается как совершенно исключительное явление их лизиса в жидкостях организма, причем фагоциты поглощают лишь продукты их распада (Аврех и Геронимус). Кроличья сыворотка, иммунизованная антигеном *Drosophila melanogaster*, дает с этим антигеном реакцию при разведении 1 на 80, а с антигеном *D. funebris* 1 на 20 (Гершензон, Геронимус и Аврех). У комара *Culex pipiens* в кишечнике личинки много *Bacterium coli*, но имаго свободны от них; у куколок отмечены два бактерицидных вещества, одно термолabile, другое термостабильное (Violle и Sautet).

Эти наблюдения указывают прежде всего на наличие бактериолизина, которое не отрицается и в более ранних работах (Метальников, Paillot); бактериолизин у *Galleria* образуется после введения слабых доз холерного и дифтерийного микробов. Плазма иммунных гусениц активно действует на этих микробов, превращая их в гранулы; эти бактериолизины представляют собой однородные вещества, разрушаемые только при 70° и вырабатываемые, по видимому, фагоцитами (Метальников). В позднейших работах бактериолизин обнаружен по отношению к нескольким микробам (Метальников, Paillot, Hollande, Aghar). Бактериолиз in vitro происходит, по одним данным (Zernoff), только в гемолимфе от иммунизованных гусениц; по другим (Paillot) — также и в нормальной гемолимфе по отношению к микробам паратифов А и В, дизентерии, холеры; бактериолиз наблюдался in vitro также в гемолимфе кукурузного мотылька, но не *Dixippus*; бактериолизин образуется уже через четыре часа и исчезает через трое суток. Гемолимфа гусениц *Agrotis*, иммунизованных против *Bacterium melolonthae-non-liquefaciens*, производит настоящий бактериолиз; нагревание до 60—65° его не уничтожает: для последнего необходимы 70—75°; это указывает на отсутствие комплемента и на неполное сходство с бактериолизом у позвоночных. К такому же выводу приводят и опыты над *Galleria*: они приобретают пассивный иммунитет, но он не специфичен (Zernoff), и в гемолимфе *Galleria* комплемента нет; существует устойчивое бактерицидное вещество, не нуждающееся в комплементе (Недригайлов, Zernoff, Paillot). Основной чертой бактериолиза у насекомых является его неспецифичность, ибо появление бактериолизина можно вызвать даже не микробной инъекцией (Ермаков).

Агглютинины в слабой форме, вместе с гемолизинами и спермотоксинами, наблюдаются у личинок жука-носорога (Метальников). Агглютинация наблюдается на саранче, зараженной *Bacillus roosei*, и в гемолимфе низших насекомых (Glaser). Как уже отмечено, во многих случаях обнаружены «неспецифические» антитела (Шорина, Зернова).

§ 88. Кариокинетоз. — Отчасти против теории фагоцитоза выдвигается то наблюдение, что гемоциты, под влиянием попавших в гемолимфу микробов, начинают усиленно митотически делиться: делящихся клеток получается вдесятеро больше нормы; явление наименовано к а р и о к и н е т о з о м (Paillot); оно развивается вслед за фагоцитозом. Интенсивность кариокинетоза прямо пропорциональна иммунности; делящиеся микро-нуклециты не фагоцитируют, но якобы выделяют антитела, а эти последние убивают микробов; у непарного шелкопряда и *Mamestra brassicae* они гермостабильны до 100° и выше; кариокинетоза нет у насекомых с малой устойчивостью, например у кузнечиковых, гусениц *Pieris brassicae* и *P. rapae*, *Vanessa urticae*, хотя фагоцитоз у них более или менее выражен; впрочем кариокинетоз вызывается не только микробами, но также, например, белками яйца и кровяной сыворотки; гусеницы непарного шелкопряда, златогузки, капустной и озимой совок не восприимчивы к *Bacterium melolonthae* именно благодаря антителам, образующимся при кариокинетозе, и их гемолимфа сохраняет приобретенные бактериолитические свойства при нагревании до 75° (Paillot). Этот же исследователь указывает, что бактериальная инфекция у насекомых протекает не так, как это обычно описывается, и что если антитела и не имеют главенствующего значения, то и фагоцитоз также не является активным и первичным, ибо фагоциты вовсе не обнаруживают амебоидных движений и не «привлекаются» микробами; если же «кажущийся» фагоцитоз и наблюдается, то представляет только физико-химическое взаимодействие между поверхностями гемоцитов и микробов: последние прилипают к гемоцитам чисто пассивно и вносятся внутрь их тела токами плазмы, где являются якобы паразитами клетки; поэтому надо признать вообще: что у насекомых существует лишь гуморальный иммунитет — инъецированные микробы подвергаются грануляционному распаду; что иммунизация у насекомых отлична от таковой у позвоночных, и если и наблюдается фагоцитоз, то он совершенно пассивен (Paillot). Согласно такому взгляду, и усиление фагоцитоза, равно как и кариокинетоз приходится считать (Paillot) лишь за реакцию на образование в плазме антител или на изменение ее pH (Dustin).¹

¹ С этой точки зрения, гибель гусениц *Cossus* или личинок *Tipula* при заражении бактериями наступает тогда, когда не достигнуто «ферментного равновесия» из-за недостатка образования антител со стороны хозяина (Eckstein). Может быть в пользу этого же взгляда говорит и то наблюдение, что инъекция стафилококков в личинок пчелы убивает их лишь через сутки; при этом через 3½ или через 7½ часов наблюдается подавление деятельности микробов и лишь вслед за ним их сильное развитие, а после прививки прогорелой эмульсии культуры стафилококков следует сперва сильное уменьшение числа пролейкоцитов и сильное повышение в числе гемоцитов с повышенной фагоцитной их деятельностью (Tothmanoff).

§ 89. Иммунизация. — Вышеуказанными случаями обнаружения некоторых антител собственно уже решается в положительном смысле вопрос о возможности гуморального иммунитета у насекомых. Разногласия в вопросах клеточного и гуморального иммунитета у насекомых (Метальников, Paillot) вызываются между прочим, вероятно, и тем, что исследователи делают свои выводы из опытов и на разных насекомых и на разных микробах.

Приобретение активного¹ иммунитета путем непосредственной иммунизации доказано на ряде насекомых.² У гусениц *Galleria* по отношению к многим микробам (Метальников, Недригайлов, Gaschen, Paillot, Hollande) иммунитет вырабатывается очень легко: после инъекции малой дозы — через сутки, а для мало вирулентных культур — через 7 часов; при достаточно слабых дозировках удается получить иммунитет к очень многим микробам за исключением *Bacterium galleriae*;³ иммунитет действителен только против слабых доз; при дозах больших наблюдается гибель при явлениях анафилаксии; иммунитет может оказаться и стойким и очень кратковременным: по отношению к *Bacterium thiothrix* он получается быстрый и стойкий, к *Coccobacillus* быстрый, но скоро исчезающий, к *Staphylococcus aureus* не получается вовсе (Chorine); способность к выработке иммунитета существует у всех фаз развития; при сравнении смертельных доз *Bacillus danyszii* для разных фаз *Galleria* получается следующий ряд степеней разведения культур: для гусениц 1/8—1/16, для них же перед окукливанием 1/16—1/32, для свежих куколок 1/256—1/512, для зрелых куколок 1/512—1/1024 и для бабочек 1/64—1/128; следовательно, способность к иммунитету особенно велика у гусениц (Метальников).

У кукурузного мотылька иммунитет вызывается прививкой и старых, ослабленных культур и свежих после нагревания до 60° в очень малых дозах (Метальников и Chorine). *Schistocerca* после перенесения слабых доз *Coccobacillus acridiorum* переносит и очень сильные (d'Herelle). Личинки пчелы иммунизируются по отношению к стафилококку (Toumanoff). Получен бесспорный иммунитет озимой совки против *Bacterium melolonthae-non-liquefaciens* путем предварительных прививок старых, ослаблен-

¹ Естественный иммунитет свойствен организму как таковому или образуется спонтанно после перенесения инфекции; искусственный активный — после прививки ослабленного микроба и искусственный пассивный — после прививки готовой сыворотки с выработавшимися в ней антителами, но полученной от другого животного. Для иммунизации *Galleria* принимаются (Chorine) три степени: легкая и надолго, например по отношению к *Bacillus subtilis* и микробу холеры; легкая, но скоро проходящая, например по отношению к *Coccobacillus acridiorum*; отрицательная — к *Bacterium galleriae* и к *Staphylococcus*; впрочем, удалось получить иммунитет и против *B. galleriae* (Chorine).

² Обратно, иногда, несмотря на все факты, отрицается всякая возможность иммунизации у насекомых (Couvreur, Чахович).

³ Иммунитет против крайне патогенного *B. galleriae* все же получен путем прививки аспорогенной культуры этого микроба и снижения его вирулентности до одной пятидесятой (Chorine); у иммунизированных против этого микроба гусениц после новой их инъекции получается лишь фагоцитоз как-будто безвредных бактерий (Tateiwa)

ных культур микроба, при полном отсутствии фагоцитоза и бактериолизе также *in vitro* (Paillot). Путем повышения сенсibilизации получено и выделено у гусеницы капустницы антитело против *Coccobacillus pieris-liquefaciens* (Paillot). Сделаны опыты профилактической иммунизации гусениц тутового шелкопряда против септицемии путем инъекций убитых культур *Bacterium turkestanicum* (Штибен). Наконец, с достоверностью достигнута иммунизация *Dixippus* (Zernoff) и личинок *Tenebrio* (Stammer и Pfeiffer); установлена выработка агглютининов у *Melanoplus*, иммунизованных против *Coccobacillus acridiorum* (Glaser).

Приобретенный иммунитет у насекомых часто оказывается неспецифическим. Так, иммунитет против холеры у *Galleria* достигается не только путем специфической прививки, но и через инъекцию и других микробов, например *Bacterium coli*, сибирской язвы, дизентерии, даже туши; но прививка специфическая дает более стойкий эффект (Метальников и Ishimori). Неспецифический иммунитет против холеры у *Dixippus* длится только несколько дней, а специфическая иммунизация — несколько месяцев (Zernoff). *Staphylococcus aureus* иммунизирует *Galleria* против ряда бактерий, но не способен вызвать иммунитета против самого себя (Chorine). Неспецифические бактериолизины могут быть вызваны многими микробами и даже инъекцией чуждых белков (Zernoff). Неспецифический приобретенный иммунитет считается всегда целлюлярного происхождения и объясняется активацией фагоцитов (Белоновский).

Приобретенный активный иммунитет как результат некоторого физико-химического перестроения веществ организма и выделения или выработки в нем антител, вероятно особыми, специальными и многими органами, проявляется у насекомых прежде всего в невосприимчивости, в которой главной характеристикой оказывается повышение чувствительности со стороны клеток тела, причем нервная система особо связана с этим повышением (Метальников); затем активируются фагоцитоз, образование гигантских клеток и инкапсуляция; в общем все клеточные реакции ускоряются, становятся более энергичными и более чувствительными к послужившему для иммунизации микробу (Tateiwa); это повышение чувствительности клеток и есть главная причина иммунизации и наследственности иммунитета (Метальников). Вместе с тем, с бактериологической точки зрения, можно отметить, что приобретенный иммунитет у насекомых отличается неспецифичностью или специфичностью слабой (Ермаков).

Пассивный приобретенный иммунитет доказан для *Galleria* путем инъекции готовых токсинов столбняка, холеры, дифтерии, дизентерии, также туберкулина (Метальников), антипневмококковой и паратифозной сывороток (Метальников и Gaschen, Aghar). Такой же иммунитет *Galleria* получен против *Bacterium danyszii* (Zernoff); он же наблюдается на гусеницах *Lithosia* против *Coccobacillus pieris-liquefaciens* (Paillot). Гемолимфа вакцинированных гусениц сохраняет приобретенные свойства до пяти дней; при инъекции антипневмококковой сыворотки наблюдается усиление фагоцитоза (Метальников). Пассивный иммунитет вакцинированной гемолимфы *Galleria* связан или с гемоцитами, или с плазмой; нагревание до 80°

не разрушает ее иммунизирующего действия (Zernoff). Наконец, пассивный иммунитет в виде повышения резистентности у *Galleria* может быть вызван инъекцией чуждого белка (Chorine).

В известной степени противоположные иммунитету явления а н а - ф и л а к с и и, в виде чрезвычайно повышенной восприимчивости и чувствительности к бактериальным токсинам и чуждым белковым телам, при внешних симптомах шока, наблюдаются на *Galleria* при инъекции холерной вакцины (Метальников и Gaschen) и на *Tenebrio* при инъекции *Bacterium haemophosphoreum* (Pfeiffer и Stammer); смерть наступает при явлениях высокого возбуждения. У *Galleria*, а также у *Thaumetopoea* анафилаксия легко вызывается инъекцией гемолимфы из другой особи или гемолимфы собственной, подвергшейся окислению на воздухе; к явлениям анафилаксии надо отнести и вообще повышение чувствительности иммунизированных гусениц *Galleria* к сильным дозам микробов, вызвавших иммунитет (Метальников).

§ 90. Нервная регуляция иммунитета. — В высшей степени своеобразна зависимость иммунитета у насекомых от нервных воздействий; главнейшие факторы из этой области состоят в следующем. Разрушение у гусеницы *Galleria* головных, брюшных и двух первых грудных узлов не влияет на образование иммунитета, но разрушение заднегрудного быстро понижает иммунитет как искусственный, так и естественный (Метальников). После разрушения заднегрудного узла сохраняются наступившие после инфекции фагоцитоз и увеличение количества гемоцитов, в их числе и клеток со сферами; но дальнейшего их увеличения не происходит; наоборот, число гемоцитов сильно падает при явлении их распада и вакуолизации (Skobeltzine). Лигатура той же гусеницы по середине тела прекращает обмен гемолимфы между обеими его половинами; но при выделении из этой лигатуры нервной цепи и, следовательно, сохранении ее проводимости и нервной связи между половинами, инъекция в одну из них гемолимфы из гусениц, иммунизированных против *Bacillus danyszii*, ведет к тому, что иммунизация передней половины тела вызывает пассивный иммунитет также и в задней, и обратно; в результате получается пассивный иммунитет во всем теле; далее, вакцинация передней части культурой *Bacillus danyszii*, нагретой до 60°, и впрыскивание затем через пять дней смертельной дозы в заднюю часть не вызывают отмирания последней, в то время у контрольных гусениц она отмирает;¹ все это возможно только при сохранении брюшной цепи, ибо после ее пережигания после лигатуры всего тела всякое распространение иммунизации спереди назад или обратно становится невозможным; иммунизация явно передается через посредство элементов нервной системы (Метальников и Ермолаева). Далее, к активной иммунизации по отношению к *Bacterium danyszii* способна также и не целая гусеница *Galleria*, а например, без головы и двух первых грудных сегментов; но в то же время отрезки тела из головы и этих сегментов или только из сегментов брюшных не имму-

¹ После описанной лигатуры посередине тела гусеницы *Galleria* живут до восьми недель (Метальников и Ермолаева).

низуются; в этом видят влияние заднегрудного узла (Chorine и Korvine-Kroukowsky).

Факт зависимости иммунитета от нервных воздействий, как только что описанных на *Galleria*, так и установленных на млекопитающих, указывает, что иммунитет гемолимфы является реакцией на возбуждение со стороны неопределенных, но иннервируемых «кровотворящих» органов, ибо об иннервации самой гемолимфы как таковой речи быть не может. Вместе с тем факт передачи по нервной цепи нервных импульсов, регулирующих интимный состав гемолимфы, не может быть подведен под термины «условного рефлекса», так как явление развивается без предварительной тренировки нервной системы на специфическое вводимое вещество.

Возможно, что и фагоцитоз представляет собою сложный нервный ответ, обнаруживающий, например в случае образования абцессов, такую высокую степень координации, которая настойчиво заставляет предположить в ней неперенное участие центральной нервной системы. Вообще все реакции иммунитета являются, вероятно, результатом координированной через нервную систему деятельности клеток всего организма, что прежде всего выражается в повышении их чувствительности (Метальников).

§ 91. Наследственность иммунитета. — По вопросу о наследственной передаче приобретенного активного иммунитета, возможность которого предполагается априорно, известны следующие наблюдения. Такая наследственность более или менее, но не вполне, доказана на *Galleria* по отношению к вибрионам холеры: иммунность ее гусениц к десятому и даже четырнадцатому поколению достигла 77%, но лишь при условии, что иммунизовалась вся серия поколений. После инъекции слабых доз мало вирулентных культур гусеницам каждого поколения, уже с третьего поколения обнаруживалось повышение иммунитета, наследственно нарастающее в каждом последующем (Метальников).

С другой стороны, повторение таких же опытов и на том же объекте, но с применением *Bacillus danyszii*, при 30° и на девяти поколениях привело к выводу, что этот иммунитет не наследуется; впрочем возможно, что этот отрицательный вывод основан на различии в условиях опыта (Clay).

Из всего изложенного очевидно, что дело исследования иммунитета у насекомых находится еще в периоде накопления фактов; однако из наличного материала уже считают возможным делать следующие выводы. Указывают, что гуморальный иммунитет лишь «встречается» у насекомых, причем, хотя у них и доказано образование антител в виде преимущественно бактериолизинов, отчасти агглютининов и антитоксинов, но эти тела отличаются малой специфичностью и вообще гуморальная реакция имеет лишь второстепенное значение (Ермаков). Считают также, что гуморальный иммунитет у насекомых не подходит под его представление у позвоночных и что распад микробов при таком бактериолизе представляет собою последние фазы ряда коллоидных реакций между ними и гемолимфой, принимая этим, что образования специфически направленных на этот распад антител не происходит (Paillot). Другие исследователи приходят, обратно, к выводу,

что в образовании гуморального иммунитета нет принципиальных различий у насекомых и у позвоночных (Метальников)¹ Во всяком случае несомненно, что представление о фагоцитозе как о проявлении активной и целевой «защиты» организма свободными клетками гемолимфы, вступающими «в борьбу» со вторгшимися в него микробами, является лишь картинным и предвзятым изображением явлений, которое недостаточно для физиологического их выяснения.

В ответ на заражение гемолимфы протистами и эндопаразитами, например гемолимфы *Notonecta*, *Naucoris*, *Calleria*, *Calliphora* жгутиконосцами *Leptomonas pyrrhocoris* из тела *Pyrrhocoris*, также получается выраженный фагоцитоз, а у *Galleria* эти жгутиконосцы выселяются в кишечник (Zotta). Наоборот, трипаномы и спирохеты живут в гемолимфе *Galleria* при комнатной температуре от 6 до 11 дней, не подвергаясь фагоцитозу; при 37—39° они быстро исчезают (Иванов). Гибель яиц перепончатокрылых паразитов иногда наблюдается также и без фагоцитоза; этим доказывается, как бы и против них, иммунитет гуморальный (Мейер): естественный иммунитет гусениц капустницы по отношению к яйцам и личинкам *Apanteles* (Мейер) отмечен в § 71.

§ 92. Выпускание и переливание гемолимфы. — Обе эти операции выносятся насекомыми различно, но легко Жуки, гусеницы и куколки оправляются иногда после почти полной потери гемолимфы; смертельный исход вызывается обыкновенно инфекцией раны; операции при соблюдении асептики или антисептики дают прекрасные результаты (Oudemans, Meisenheimer, Корес, Geyer). У гусениц можно выпустить всю гемолимфу, после чего они жадно пьют, едят и вскоре восстанавливают тургор тела (Сиёно́т, Корес, Geyer); сильный аппетит наблюдается и после переливания гемолимфы другого пола, лишь только минует судорожное состояние. Выпускание гемолимфы можно повторить несколько раз; если выпустить ее после последней гусеничной линьки, то ускоряется момент окукливания, но бабочка выходит более или менее нормальной; вторичное кровопускание после последней линьки ведет к смерти; у куколок также можно выпускать гемолимфу до последней капли, и они гибнут лишь месяца через два и более; у *Deltephila euphorbiae* 6 50% вполне обескровленных куколок дают бабочек; причиной гибели после максимального выпуска гемолимфы является может быть рост яиц и спермиев на счет питательного материала гемолимфы и, следовательно, общий недостаток последнего (Jaworowski). Из жуков прекрасно выносят кровопускание личинки *Phytodecta* (Geyer).

Переливание — т р а н с ф у з и я — гемолимфы у насекомых представляет также простую операцию; гусеницы выносят ее уже после третьей линьки (Корес). Гусеницы, которым впрыснута гемолимфа другого пола

¹ Бактериолизин образуется у *Galleria* против холерного вибриона и *in vivo* и *in vitro*, он разрушается при 70° и выделяется гемоцитами, нормально гемолимфа *Galleria* действует бактериолитически также на туберкулезных микробов, причем действие ее сходно с действием липазы, бактериолиз наблюдается и на микробах дизентерии (Метальников)

того же и другого вида, но в обоих случаях того же возраста, сперва лежат неподвижно, судорожно свернувшись, но через 2—3 часа оправляются (Корёс); те же явления наблюдаются при трансфузии гемолимфы из гусеницы всякой старшей особи более молодой (Метальников); в этом усматривается при опытах с *Galleria* действие гистолитических токсинов; обратно, по мнению других, судорожное и коматозное состояние после трансфузии есть специфическое влияние именно чужой гемолимфы, ибо если гемолимфа, например в опытах над *L. mantia monacha*, выпускается вся и вся заменяется стерильным настоем хлорофилла на 0.85% -м растворе поваренной соли, то гусеницы оправляются через несколько минут (Корёс, Geyer).

После трансфузии гемолимфы другого пола в организме получившей чужую гемолимфу гусеницы, по одним опытам (Schulz), развивается сильный фагоцитоз, по другим (Корёс, Geyer) — фагоцитных явлений не наблюдается. После трансфузии зеленой женской гемолимфы в тело самца зеленая ее окраска скоро исчезает; то же наблюдается и после инъекции самцу настоя хлорофилла: получается удаление чуждых элементов и восстановление собственного состава гемолимфы (Geyer).¹

Опыты с переливанием гемолимфы между особями разного пола указывают на наличие глубоких различий между полами в физиолого-химическом отношении; половые же отличия в гемолимфе указывают на половые отличия в составе всего тела (§ 77). В общем ряд перечисленных опытов и им подобных ждет своего химико-физиологического описания и объяснения. [Явления самопроизвольного кровопускания — а в т о г е м о р р а г и я — будут рассмотрены в главе „Кровообращение“].

Заключение по гемолимфе

§ 93. Обзор функций гемолимфы. — В отличие от систем других органов, гемолимфа не имеет одного, строго определенного отправления, и ее функции являются функциями промежуточной среды, промежуточного обмена; они разнообразны и сложны; вообще кровь животного является внутренней средой его, в которой перекрещиваются все химические взаимоотношения органов и тканей; она есть «посредствующий» агент в процессе обмена веществ.

Первой и самой очевидной функцией гемолимфы является перенос веществ из одной области организма в другую — транспорт или пассивный, обусловленный движением гемолимфы, гонимой пульсирующими аппаратами, или активный, совершаемый ее подвижными клетками; гемолимфа, соприкасаясь со всеми органами, несет от периферии — от поверх-

¹ Как указано, гемолимфа гусениц *Galleria* и *Thaumetopoea*, пробывшая после ее выпуска недолго в соприкосновении с воздухом и впрыснутая обратно этим же гусеницам, вызывает у них нечто вроде анафилактического шока и смерть (Метальников). Рядом с этим инъекция в личинок *Calliphora* даже лошадиной крови выносится спокойно (Богданов).

ностей, всасывающих питательные вещества или поглощающих газы, — внутрь органов и тканей питательный и пластический материал и условия для выделения энергии; и, наоборот, из недр тканей и органов она выносит на периферию вещества отработавшие; активные движения ее свободных клеток, способных захватывать материал, подлежащий ассимиляции или экскреции, имеют то же значение.

Второй функцией гемолимфы оказывается питательная, н у т р и т и в н а я — как пищеварительная, так и ассимиляционная; ее свободные клетки способны переваривать питательные вещества; они дополняют распад нераспавшегося в кишечнике материала, являются и местом выработки ферментов и местом временного резерва белков, а может быть также выработки живых белков из мертвого материала: плазма гемолимфы, с ее богатым содержанием белков, жиров и солей, является местом сбора, резерва, переработки и усвоения питательного материала, разбитого пищеварением и подлежащего синтезу¹ и усвоению.

Третья функция — э к с к р е ц и о н н а я: если из гемолимфы черпаются все запасы для их усвоения, то в нее же поступают и все продукты диссимиляции; ее богатство азотистыми и циклическими соединениями, дающими явления меланоза, и пигментами, являющимися в результате распада хлорофилла, указывает на ее экскреторное значение. К этой функции примыкает функция пигментационная: из гемолимфы или через нее наружные покровы тела и его придатков получают окрашивающие их вещества, которые являются или просто экскретатами, каковы, например, мочевая кислота, или продуктами ферментного окисления, каковы меланины и переходные к ним вещества.

Четвертой функцией является с е к р е ц и о н н а я; она очевидна из фагоцитоза, при котором фагоциты выделяют ферменты для переваривания попавших в тело чуждых веществ; на нее же указывают ферменты самой плазмы, окисляющие или пищеварительные; факты иммунитета основаны на секреции веществ, нейтрализующих деятельность микробов; сюда же можно отнести действие свертывания при нанесении организму наружных ран.

Пятая функция — д ы х а т е л ь н а я, примыкает ко второй и третьей как к функциям общего обмена; она считается не развитой; но исследования над дыхательными ферментами и телами указывают, что гемолимфа является очагом энергичного ферментного газообмена; она не лишена и дыхательных хромопротеидов; с другой стороны, если она оказывается слабым переносчиком кислорода, то, наоборот, она является местом его сильного потребления благодаря обилию в ней восстанавливающих, способных к окислению веществ.

Еще одной функцией гемолимфы является м е х а н и ч е с к а я и локомоционная: внутренним давлением гемолимфы обуславливается

¹ Растворенные в плазме белки не представляют «пищи» для других тканей тела: они так же специфичны, как и эти последние (Bottazzi); но в то же время на плазму нельзя смотреть как на «живое» вещество: она есть продукт и смесь выделений всех клеток организма (Bernard).

гидравлический тургор тела, выражающийся в его общей упругости в случае слабости покровов: гусеница после кровопускания оказывается мешком не способным к локомоции; этим же внутренним давлением обусловлены сохранение формы и движения напрягающихся — «эректильных» — органов и некоторых желез при линьке, расправлении крыльев, выходе из яйца.

Наконец, главным и первенствующим над всеми другими значением гемолимфы, вытекающим из всех перечисленных функций и обнимающим их, является ее интегративное значение именно как некоторой промежуточной внутренней массы, объединяющей, интегрирующей химически все отправления разобщенных органов и тканей; всеобъемлющий биологический закон разделения труда ведет к вытекающей из него специализации: и дифференцировке органов, к разобщению областей организма: гемолимфа же, проникая всюду, интегрирует дифференцированный организм в одно целое и охраняет его личную и видовую сущность: получается его гуморальная интеграция (Bottazzi). И вместе с тем кровь или гемолимфа весьма изменчива по составу и от органа к органу и от одной особи к другой, в зависимости от условий питания и роста.

В конце концов явления иммунизации показывают, что гемолимфа является очень тонко чувствительной тканью, которая подобно нервной ткани сохраняет следы процессов, происходивших в ней ранее (Словцов).

§ 94. Литература по гемолимфе. — Аврех, В. и Геронимус, Е. Механизм иммунитета у беспозвоночных. ЖурМикрЭпидИмм, XVII, 1936: 614—618. Серол. анализ онтогенеза у пчелы. БюллЭкспБиолМед, IV, 1937: 493—494, 505—507.

Бахметьев, П. 1901, 1907 см. § 2. Der krit. Punkt und die norm. Erstarrungstemperatur der Insektsäfte. SocEnt, XIV, 1899: 1. Die Abhäng. des krit. Punktes bei den Insekten von deren Abkühlungsgeschwindigkeit. ZeitWissZool, LXVII, 1900: 529. Ueb. Insektsäfte. KrancherEntJahrb, IX, 1899: 114—124. Белоусов, Н. О природе зелен. пигмента Locustidae. ТрХарькОбщЕстПрир, XLI, 1907: 26—38. Беляев, Н. Влияние темп. на окраску гусен. группы Spilosoma. ТрЗВсероссСъезд-Зоол, 1928: 171—172. Опыты с гемолимфой гусен. Arctiidae. ЖурЭкспБиол, А, V, 1929: 32—51. Беляев, Г. и Бирштейн, Я. Осморегуляторные способности каспийских беспозвоночных. ЗоолЖур, XIX, 1940: 548—565. Бирюков, В. К изуч. вopr. о связи между концентрацией водор. ионов и распредел. личин. комаров. Русс-ГидробЖур, VII, 1928: 251—256. Блок, И. О резистентности насекомых к туберкулезу. БюллЭкспБиолМед, VI, 1938: 614—618. Богоявленский, К. О форм. элем. крови насекомых. АрхАнатГистЭмбр, 1932.

Вермель, Е. Эксплантация крови шелк. червей. БюллЭкспБиолМед, V, 1938: 6—9. Виноградская, О. Осмот. давление гемолимфы Anopheles, etc. МедПаразит, IV, 1935: 377—380. Osmot. Druck der Haemolymph bei Anopheles, etc. ZeitParas, VI, 1936: 697—713.

Гальцова, Р. 1940 см. § 132. Герасимова, П. О примен. капельного метода к энтом. объектам. ДоклВсесСелХозАкад, 1938: 45—48. Геронимус, Е. и Вайсфельд, Б. К вopr. об этиологии бактериозов шелк. червей. БюллЭксп-БиолМед, II, 1936: 237—238. Гершензон, Геронимус, Е. и Аврех, В. Серол. анализ генотипов у дрозофилы. ЖурМикробиолЭпидИммун, XVI, 1936: 763—770.

Давыдов, К. Фагоцит. органы насекомых, etc. ТрСПбОбщЕст, XXXV, 1904: 10. Die phagozyt. Organe der Insekten, etc. BiolZentr, XXIV, 1904: 431—440. Note sur les organes phagocyt. de quelques grillons tropicaux. ZoolAnz, XXVII, 1904: 589—

593. L'appareil phagocyt. d'un locustide de Java, etc. Ibid: 707—710. Демяновский, С. 1928 см. § 57; 1928, 1930, 1939 см. § 132. Демина Н. и Никольский, В. Разв. личинок *Anopheles maculipennis* в водоемах разл. хим. состава. ТрЗСъездЗоолАнатГист, III, 1928: 368—369. Выбор водоема самками *Anopheles*, etc. Ibid: 369. Демяновский, С. и Гальцова, Р. см. § 132. Демяновский, С., Гальцова, Р. и Рождественская, В. Об актив. кислотности гемолимфы *Bombyx mori*, etc. ЖурЭкспБиол, VII, 1931: 570—591. Wahre Azidität der Hämolymphe von *Bombyx mori* L. BiochZeit, CCXLVII, 1932: 386—405. 1932: 386—405. Демяновский, С. и Прокофьева, Е. Динамика редуц. способности гемолимфы *Bombyx mori*. ЗоолЖур, XIII, 1934: 176—185. Zur Kennt. des Stoffwechsels der Seidenspinners, etc. BiochZeit, CCLXXV, 1935: 455—463.

Ермаков, Н. Эволюция внутр. защит. свойств организма. УспСоврБиол, X, 1939: 23—50. Еромолаева, И. и Метальников, С. Sur l'immunisation des fragments du corps, etc. CRSocBiol, CVII, 1931: 517. Immunisation des fragments du corps, etc. AnnInstPasteur, IL, 1932: 473—479. Sur l'immunisation passive des fragments du corps, etc. CRSocBiol, CXVI, 1934: 860—861.

Иванов, И. Un nouv. mode de conservation et d'envoi des trypanosomes, etc. CRAcadSciParis, CLXXXI, 1925: 230—232. Les Trypanosoma equipendum dans le corps des chenilles de *Galleria*, etc. CRSocBiol, XCII, 1925: 1286—1287. Le sort des Trypanosomes dans la cavité génér. de *Galleria*, etc. Ibid, XCIII, 1925: 571—572.

Караваев, В. Vorl. Mitt. üb. die innere Metamorphose bei Ameisen. ZoolAnz, 1897. Die nachembr. Entw. von *Lasius*, etc. ZeitWissZool, XLIV, 1898. Кладенко, Д. До пробл. иммунитету нижних безхребетных. МедЖурУкрАкадНаук, VIII, 1938: 407—423. Ковалевский, А. Beitr. zur Kennt. der nachembr. Entw. der Musciden. ZoolAnz, VIII, 1885: 125; ZeitWissZool, XLV, 1887. Zur embr. Entw. der Musciden. Biol-Zentr, VI, 1886. Zum Verh. des Rückengefäßes und des girlandenförm. Zellenstranges der Musciden während der Metamorphose. Ibid, IV, 1886: 49—54; VII, 1887: 74—79. Сообщ. о жировом теле насекомых, etc. ТрСПБОбщЕст, XXIII, 1892: 55—56. Набл. над лимф. системой насекомых, etc. ИзвАкадНаук, 1894. Ét. exp. sur les glandes lymphatiques des Invertébrés. MémBiol, BullAcadSciStPbg, XIII, 1894: 437. О лимф. системе насекомых, etc. BullAcadSciStPbg, 1895, II. Коротнев, А. Histolyse und Histogenese des Muskelgewebes bei der Metamorphose, etc. BiolZentr, XII, 1892. Косяков, К. К вопросу о реакции Манойлова у насекомых. ВрачДело, 1927: 1—8. Котляревская, Е. О причинах гибели личин. *Anopheles* в сфагн. водах. ИзвБиолИнстПерм-Унив, VII, 1930: 195—220. Крепс, Е. Очерк по эвол. дых. функции крови. Жур-ОбщБиол, IV, 1943: 159—171.

Лазаренко, Ф. Beitr. zur vergl. Histol. des Blutes und des Bindegewebes, etc. ZeitMikrAnatForsch, III, 1925: 409—499. Ларченко, К. Die Unempfänglichkeit der Raupen, etc. gegen Parasiten. ZeitParas, V, 1933: 680—707. Эволюция клеток крови у насекомых, etc. ЭколКонфПроблМассРазмн, 1940. Специализация клеток крови насекомых, etc. ВестнЗашРаст, 1940: 23—33.

Мейер, Н. Об иммунитете у некот. гусениц по отнош. их к параз. наездникам. ИзвИнстОпытАгр, III, 1925: 260—265. Неск. слов о биологии *Angitia*, etc. и об иммунитете у насекомых. ЗашРаст, II, 1925: 147—150. Biol. von *Angitia*, etc. des Parasiten von *Plutella*, etc. ZeitAngEnt, XII, 1926: 139—152. Ueb. die Immunität einiger Raupen ihren Parasiten, den Schlupfwespen, gegenüber. Ibid: 376—384. Биол. метод борьбы с вред. насекомыми. Лен. 1931. Мережковский, С. О бацилле *Coccobacillus acridiorum*, etc. ИзвИнстОпытАгр, III, 1925. Метальников, С. 1906—1908 см. § 57. Les globules sanguins et les organes lymphoïdes des invertébrés. ArchAnatMier, I, 1897. Ét. sur la spermotoxine. AnnInstPasteur, 1900: 577—589, Ueb. hämolyt. Serum durch Blutfütterung. ZentrBakt, XXIX, 1901: 531—533. Die Tuberkulose bei der Bienenmotte, etc. Ibid, XLI, 1906: 54—60, 188—195. Ein Beitr. zu der Frage üb. die Immunität, etc. Ibid: 391—396. Ueb. die Ursachen der Immunität der Bienenmotte, etc. BiochZeit, I, 1906: 309—316. Sur l'immunité de la *Galleria*, etc. CRSocBiol, LX, 1906: 518—519. К вопросу об иммунитете пчелин. моли, etc. к туберк. инфекции. АрхБиолНаук, XII,

1906: 299—316; XIII, 1907: 163—203. Contrib. à l'Immunité de la mite des ruches d'abeilles, etc. ArchSciBiol, XII, 1907: 18. Contrib. à l'ét. de l'immunité contre l'inf. tuberculeuse. Ibid, XIII, 1907. Zur Verwandlung der Insekten. BiolZentr, XXVII, 1907: 396—405. О цитолизинах у насекомых. ТрСПБОБШЕст, XXXVIII, 1907: 41—46. Immunité de la chenille contre divers microbes. CRSocBiol, LXXXIII, 1920: 119—121. Sur la digestion des bacilles tuberc. dans le corps des chenilles, etc. Ibid: 214—215. Bacille dysentérique et bactériophage de d'Herelle chez les chenilles de Galleria. Ibid: 667—668. Immunité naturelle et acquise des chenilles de Galleria, etc. Ibid: 817—819; AnnInstPasteur, XXXIV, 1920: 888—909. L'immunité natur. et acq. chez les chenilles, etc. Ibid, XXXV, 1921: 363—377. Immunité et hypersensibilité chez la chenille, etc. CRAcadSciParis, CLXXIII, 1921: 336. Phagocytose et virulence des microbes. CRSocBiol, 1922. L'anaphylaxie et l'immunité. AnnInstPasteur, XXXVI, 1922: 632—646. Une épizootie chez les chenilles de Galleria, etc. CRAcadSciParis, CLXXV, 1922: 68—70. La mort stérile chez les chenilles infectées. Ibid: 202—204. Les changements des éléments du sang de la chenille, etc. CRSocBiol, LXXXVI, 1922: 350—352. Sur le rôle du système nerveux dans l'immunité des invertébrés, Paris, 1923. Rôle des anticorps dans l'immunité des chenilles. AnnInstPasteur, XXXVII, 1923: 528—536. Phagocytose et réactions des cellules dans l'immunité. Ibid, XXXVIII, 1924: 787—826. Infl. du système nerveux sur l'immunisation. CRAcadSciParis, CLXXVIII, 1924: 671—673. Sur l'hérédité de l'immunité acquise. Ibid, CLXXIX, 1924: 514—516. Фагоцитоз и реакции клеток при иммунитете. Изв. ИнстЛесгафта, IX, 1924: 127—153. Иммунитет как защит. реакция у беспозв. живот. Ibid, XIII, 1927: 109—138. Contr. à l'ét. de l'immunité chez les invertébrés. AnnInstPasteur, XL, 1926: 787—826. Phagocytose et destruction des bacilles tuberculeux. Ibid, XLIV, 1927: 331. L'infection microb. et l'immunité chez la mite des abeilles Galleria, etc. MonogrInstPasteur, 1927: 1—140. Rôle des réactions de défense dans l'immunité. ZeitImm, LXI, 1929: 27—45. Immunité d'adaptation et immunité de défense. CRSocBiol, CI, 1929: 34. Du rôle du système nerveux dans l'immunité. Ibid, CII, 1929: 672—674. Rôle du syst. nerveux et des réflexes conditionnels dans l'immunité. AnnInstPasteur, XLVI, 1931: 137—168. Ueb. die Rolle bedingter Reflexe bei der Immunität. ZeitImmun, LXXII, 1931: 338—340. L'anaphylaxie et l'immunité. Ibid, LXXVII, 1932: 488—497. Facteurs biol. et psych. de l'immunité. BiolRev, VII, 1932: 212—223. Die Rolle des Nervensystems und der psych. Faktoren bei der Immunität. ZeitExpMed, LXXXIV, 1932: 89—106. La digestion unicell. et l'immunité, etc. AnnInstPasteur, XLVIII, 1932: 681—709. Immunité chez les insectes. Trav5CongrIntEntParis, 1933: 209—220. Rôle du syst. nerveux et des facteurs biol. et psych. dans l'immunité. MonogrInstPasteur, 1934: 1—166. Метальников, С. и Chorine, V. Du rôle joué par les Hyménoptères dans l'infection de Galleria, etc. CRAcadParis, CLXXXII, 1926: 729—730. Maladies bactér. chez les chenilles de la pyrale du maïs. Ibid, CLXXXVI, 1928: 546—549. Rôle des réflexes condition. dans l'immunité. AnnInstPasteur, XL, 1926: 893. Maladies microb. chez les chenilles de la pyrale du maïs. Ibid, XLII, 1928: 16—35; XLIII, 1928: 136—152. Et. sur l'immunité natur. et acquise de Pyrausta, etc. Ibid: XLIV, 1930: 273—297. On the nat. and acq. immunity of Pyrausta, etc. CornBorerSciRep, II, 1929: 22—38. The infection diseases of the cornborer. SciRepEllinger, I—III, 1928. Метальников, С. и Ehrhussi, B. Phagocytose et virulence des microbes. CRSocBiol, LXXXVI, 1922: 65—67. Метальников, С. и Ермолаева, И. Sur l'immunisation des fragments du corps des chenilles. CRSocBiol, CXVIII, 1935: 965—966. Метальников, С. и Gaschen, H. Immunité et hypersensibilité chez la chenille. CRAcadSciParis, CLXXIII, 1921: 336—338. Sur la rapidité de l'immunisation chez la chenille, etc. CRSocBiol, LXXXV, 1921: 224—226. Immunité cellul. et humor. chez la chenille. AnnInstPasteur, XXXVI, 1922: 233. Метальников, С. и Ishimori, Immunisation des chenilles par des subst. non spécifiques. CRAcadSciParis, CLXXVIII, 1924: 2136. Метальников, С. и Kitassima, Une maladie mortelle chez les chenilles de Galleria. CRSocBiol, LXXXVIII, 1923: 476—478. Метальников, С. и Kostritsky, P. CRSocBiol, CXIV, 1933: 1290—1291. Метальников, С. Kostritsky, P. и Toumanoff, K. Bacterium tumefaciens chez les chenilles

de *Galleria* CR Acad Sci Paris, CLXXIX, 1924 225—227 Метальников, С и Meng, L La tuberculose chez les courtillieres, *Gryllotalpa*, etc CRSoc Biol, CXIX, 1935 1102—1103 Метальников, С и Savitch, C Le rôle du syst nerveux dans la survie des fragments du corps des chenilles ligaturees Ibid, CXXIV, 1937 907—909 Метальников, С и Toumanoff, K La lepre chez les insectes Ibid, LXXXIX, 1923 935—937 La tuberculose exper chez le phasme Ibid, XCII, 1925 14 Phagocytose et reactions des cellules dans l'immunité locale Ann Inst Pasteur, XXXIX, 1925 22 Rech exp sur l'infection de *Pyrausta nubilalis* par des champignons entomophytes CRSoc Biol, IIC, 1928 583—585 Les cellules sanguines et la phagocytose chez les larves d'abeilles Ibid, CIII, 1930 965—966 Мечников, И 1883 см § 57 Embr Stud an Insekten Zet Wiss Zool, XVI, 1866 Leçons sur la pathol comparee de l'inflammation Paris, 1892 Immunité dans les maladies infectieuses Paris, 1901 Les reactions phagocytaires Amsterdam, 1904

Недригайлов, В Опыты изуч иммунитета у гусен пчелин моли, etc Харьк Мед Жур, VI, 1908 161—228 Ненюков, Д и Тареева, А 1931 см § 132

Овсянников, Ф Ueb Blutkörperchen Bull Acad Sci St Petersburg (5), 2, 1895 Пекарский, И О перитрахеал клетках у насекомых Зап Новорос Общ Ест, XIV, 1889 Пилат, М Гистол картина крови азиат саранчи, etc Тр Защ Раст, VII, 1936 92—99 The eff of intest poisoning on the blood of locusts, etc Bull Ent Res, XXVI, 1935 283—288 Подъяпольский, П Ueb das grüne Pigment der Locustiden Zool Anz, XXXI, 1907 362—366 О хлорофилле у насекомых, etc, Русс Энт Обозр, IX, 1909 386—393 Поспелов, В Флашерия, септицемия, у гусен озимон совки, etc Изв Отд Прикл Энт, III, 1927 Поляков, Э 1910, 1914 см § 57, Rôle phagocyt du corps gras chez le galerique, etc CRSoc Biol, LXVI, 1909 Опыт теории куколки, etc Тр Русс Энт Общ, XLII, 1914 1—51

Резниченко, М Опред актив реакции малых количеств жидкости лимфы насекомых, etc Опыт Пасека, 1930 329—335

Ротванд, С О фагоцитозе и перикард клетках личин стрекоз Раб Зоол Каб-Варшав Унив, 1898 120

Себенцов, Б и Адова А Die Chem und Biol des Wassers der Lehmgraben und die Verteilung der Larven von *Anopheles*, etc Arch Hydrobiol, XX, 1929 81—87 Сент-Илер, К О перевар в теле фагоцитов заглоч питат веществ Тр СПб Общ-Ест, XXXIV, 1903 279—334 Скрябина, Е 1936 см § 57 Смородинцев, И и Адова, А Le rôle du calcium dans le regime biol d'eaux tourbeuses Bull Soc Chim-Biol, X, 1928 1298—1305 Суслов, С 1906 см § 132

Тареева, А и Ненюков, Д 1931 см § 57

Уваров, Б 1928, 1929 см § 57

Штибен, В Бактериозы гус тут шелкопряда Ташкент, 1934

Щепотьев, А Исслед К Аоки над родств отношениями шелкопрядов с пом преципит реакций Изв Кавк Шелк Стан, 1916, 37—75

Эпштейн, В К вопр о детерминации вольтинизма у тут шелкопряда Русс-Зоол Жур, X, 1930 77—89

Abelous, M Le cytochrome, etc Rev Sci, LXV, 1927 243—244 Abelous, M et Toumanoff, K Sur la pres de carotin-albumines chez *Carausius*, etc Bull Soc-Zool France, LI, 1926 281—285 Asqua, C Les maladies du ver a soie, etc Ascoli Piceno, LXX, 1929 Adler, G Oxygen tension in the tissues of certain invertebrates Scand Arch Physiol, XXXV, 1917 144 De la tension d'oxygene dans les tissues de quelques invertebres Ibid, XXXVI, 1917 146—152 Aghar, M Contr a l'et. de l'immunité chez l'insecte Montpellier, 1928. Ahrens, A Uebers aller bis jetzt auf salzhalt Erdboden und in dessen Gewässern entdeckten Kafer Isis, 1833 642 Albro, H A cytol study on the changes occurring in the oenocytes, etc Jour Morph, L, 1930 527—552 Ancona, H Nota acerca de les células lisigenas y tagocitarias de las crisalidas, etc Ann-Inst Biol Mexico, VI, 1935 193—199 Anglas, J Note prelim sur les metamorphoses internes, etc CRSoc Biol, LII, 1900 94—97 Sur la signific des termes phagocytose et

lyocytose Ibid 219—221 Obs sur les metamorphoses internes, etc BullSciFranceBelg XXXIV, 1900 363—473 Quelq rem sur les metamorphoses internes, etc BullSocEnt-France, 1901 Quelq caract essentiels de l'histolyse, etc Ibid. Les phen des metamorphoses internes Scientia, 1902 Nouv obs sur les metamorphoses internes ArchAnatMicr, IV, 902 V, 1903. Les tissus de remplacement RevGenSci, XV, 1902 938—1031 Anson, M, Barcroft, J, Mirsly, A and Oinuma, S (Haemolymph of invertebrates) ProcRoySocLondon, B, XCVII, 1925 61 Aoki, K Beob ub die Prazipitinreaktion bei Seidenraupen MittMedFakUnivTokyo, XIV, 1915 81 Aoki, K. und Shigasaki ZentrBaktParasInf, LXXXVI, 1921 Aubel, E et Levy, R. 1929 cm § 132

Baas-Becking, L On organisms living in concentrated brine TijdschrNederl-Dierk, (3), I, 1928 6—9 Babers, F An analysis of the blood of the sixth instar of the southern army worm, Prodenia JourAgrRes, LVII, 1938 697—706 Bach, A. Ueb das Wesen der sogen Tyrosinasewirkung BiochZeit, LX, 1914 221—230 Backman, L Der osmot Druck bei einigen Wasserkäfer ZentrPhysiol, XXV, 1911 779—782 Ueb den osmot Druck der Libellen, Ibid 835—837 Ueb die Entstehung osmot Eigenschaften Ibid 837—843 Der osmot Druck bei einigen Wasserkäfer ArchGesPhysiol, CIL, 1912 93—114 Bare, C Haemoglobin cells and other stud of the genus Buena, etc UnivKansasSciBull, XVIII, 1928 265—349 Barratt, W and Arnold, G. A study of the blood of certain Coleoptera, etc QuartJourMicrSci, LVI, 1911 149—163 Bataillon, E Quelques mots sur la phagocytose musculaire, etc CRSocBiol, 1892 Batelli, F et Stern, L Rech sur la pneire et le processus respir fondamental CRSocBiol, LXV, 1908 489 Zur Kennt des Pneys BiochZeit, LIII, 1911 315 Die oxydationsfermente ErgPhysiol, XII, 1912 96—268 Unters ub die Atmung zerriebener Insekten BiochZeit, LVI, 1913 35—49 Die Intensitat des respir Gaswechsels der Insekten Ibid 50—58 Die Tyrosinoxidase, die Polyphenoloxydase und die Oxydone bei den Insekten Ibid 59—77 Beadle, L Regulation of the haemolymph in the saline water mosquito larva Aedes, etc JourExpBiol, XVI, 1939 346—362 Becquerel, H et Brogniart, C La matiere verte des Phyllies, etc CRAcadSciParis, CXVIII, 1894 1299 Beier, M Zur Kennt der Lebensweise von Ochthebius, etc AnzAkad-WissWien, II, 1935 3 Berlese, A 1899—1902 cm § 132 Bertkau, P (Ferments of the haemolymph) ArchMicrAnat, XXIII, 1884 214 Bertolini, F 1928 cm § 132 Bess, H Invest on the resistance of mealy bugs, etc, with spec ref to phagocytosis AnnEntSocAmer, XXXII, 1939 189—226 Beutler, R Ueb Flugleistung und Blutzuckergehalt der Honigbiene ForschFortschr, XII, 1936 400—401 Ueb den Blutzucker der Bienen ZeitVerglPhysiol, XXIV, 1936 71—115, ZoolAnz, IX, 1936 140 Naturwiss, XXIV, 1936 486—491 Biedermann, W Farbe und Zeichnung der Insekten WintersteinHandbVerglPhysiol, III, I, 1911—1914 1657—1994 Biron Et de l'immunité des chenilles de Galleria, etc AnnInstPasteur, LIII, 1934 Biron et Metelnikov, S (Immunité de Galleria) CRSocBiol, CXIII, 1933 1050—1052 Bishop, G Body fluid of the honey bee larva JourBiolChem, LXIII, 1923 543—565 Autolysis and insect metamorphosis Ibid 567—582 Bishop, G, Briggs, A and Ronzoni, E Body fluid of the honey bee larva Ibid 543—565, LXVI, 1925 77—87 Bloch, B Chem Unters ub das spezif pigmentbildende Ferment der Haut, die Dopaoxydase ZeitPhysiolChem, IIC, 1917 226—254 Bloch, B and Ryhiner Histochem Stud in uberlebenden Geweben, etc ZeitGesExpMed, V, 1917 Bloch, B und Schaaf Pigmentstudien BiochZeit, CLXII, 1925 Blumenthal, B 1927 cm § 132 Bodine, J 1921 cm § 132, 1925 cm § 57 Hydrogen ion concentration in the blood of certain insects, etc BiolBull, LI, 1926 363—369 Bodine, J and Fink, D A simple micro-vessel, etc for determining the hydrogen ion concentration, etc JourGenPhysiol, VII, 1925 735—740 Boese, G Der Einfl tier Parasiten auf den Organismus der Insekten ZeitParas, VIII, 1936 243—284 Boisseson, P 1930 cm § 57 Booker, W Stud on the pH changes of body fluids during metamorphosis in Sceliphron, etc AnatRec, LIV, 1932 47 Bottazzi, F 1905—1906 cm § 57 Die Korpersäfte WintersteinHandbVerglPhysiol, I, 1911—1914 Brecher, L.

Die Puppenfärbungen des Kohlweisslings, etc ArchEntwMech, XLIII, 1917 88—221, XLV, 1918 273—322, XLVIII, 1921 1—45, 46—139, L, 1922 41—78, ArchMikrAnatEntw, CII, 1924 501—516, AnzAkadWissWien, LVII, 1920 157—158, LIX, 1922 15—16, 228—230 Die Puppenfärbungen der Vanessiden ArchEntwMech, L, 1922 209—308, ArchMikrAnatEntw, CII, 1924 517—548, AnzAkadWissWien, LVIII, 1921 40—42, LIX, 1922 16—18. Die Farbinpassung der Schmetterlingspuppen durch das Raupenauge VerhZoolBotGesWien, LXXII, 1922 35—40 Lichtbeeinflusste Schmetterlingspuppen, etc ZeitIndAbstVer, XXX, 1923 291—293 Phys-chem und chem Unters am Raupen- und Puppenblute, etc ZeitVerglPhysiol, II, 1925 691—714 Die anorgan Bestandteile des Schmetterlingspuppenblutes, etc BiochZeit, CCXI, 1929 40—64 Die Puppenfärbungen des Kohlweisslings, etc und der Vanessiden, etc AnzAkadWissWien, LXXIII, 1936 236—238 Brecher, L und Winkler, F Uebereinstimmung positiver und negativer Dopareaktion, etc ArchMikrAnat, CIV, 1925 659—663 Brindley *Macrocorixa geoffroyi* oxyhaemoglobin TransEntSocLondon, LXXVII, 1929 5—6. Brown, F and Heffron, H Serum diagnosis and *Rhopalocera* JourNewYorkEntSoc, XXXVI, 1928 165—168 Bruntz, L 1904, 1908 Bruyne, C 1891, 1896 cm § 57 Rech au sujet de l'intervention de la phagocytose dans le develop des invertébrés ArchBiol, XV, 1898 181—300 Buddenbrock, W Grundr. vergl. Physiol 1937 Busnel, G et Drillon, A Et biol et biochim du Leptinotorsa, etc AnnSci-NatZool, (10), XX, 1937 229—244

Cantacuzene, J Revue de la phagocytose AnnBiol, 1896 (Le probleme de l'immunité) CRSocBiol, LXXXVII, 1922 259—263, 164—167, 283—285, XCII, 1925, 1131—1133, 1133—1136, 1461—1464, 1464—1467, XCV, 118—120, ArchRoumPathExp, I, 1928 Cattaneo, G Sulla morfologia delle cellule ameboidi dei molluschi e artropodi BollSciPavia, XI, 1889 1—59 Chahovitch, X L'immunité chez les insectes AnnSocLinnLyon, LXIX, 1923 235—238 Champy, C Immunisation par un serum antitoxique, etc JourPhysiolPathGen, IX, 1907, CRSocBiol, LXII, 1907 1128 Chauvin, R Les oenocytes du criquet pelerin *Schistocerca*, etc Ibid, CXXVI, 1937 781—782 Chen, H (Reaktionen von Blutzellen) ZeitParas, VI, 1934 603—637 Chodat, R et Schweitzer, K Ueb die desaminier Wirkung der Tyrosinase BiochZeit, LVII, 1913 430—437 La tyrosinase est aussi une desaminase ArchSciPhysNat, XXXV, 1913 140—147 Chodat, R et Wyss, F Nouv rech sur la tyrosinase CRSocPhysHistNatGeneve, XXXIX, 1922 Chorine, V Microbes provoquant une maladie mortelle chez les chenilles de *Galleria*, etc CRSocBiol, XCV, 1926 199 Sur l'immunisation des chenilles, etc Ibid, XCVII, 1927 1288—1290 Sur la specificité de l'immunité chez les insectes Ibid 1659 Microbes pathogenes de *Galleria*, etc AnnInstPasteur, XLI, 1927 1114—1126 Infl de la concentr en ions H du milieu de culture sur la virulence, etc CRAcadSciParis, CLXXXVI, 1928 657 Sur l'immunisation des chenilles de *Galleria*, etc Ibid 1659—1661 Immunité antitoxique chez les chenilles de *Galleria*, etc AnnInstPasteur, XLIII, 1929 955 Contr a l'et de l'immunité, etc BullBiolFranceBelg, LXV, 1931 291—393 Chorine, V et Korvine-Kroukovsky, M Sur l'immunité de fragments isolés du corps des chenilles, etc CRSocBiol, C, 1929 15—16 Christensen 1928 cm § 132 Claus, A 1937 cm § 132. Clay, J The inheritance of acquired immunity JourExpBiol, XII, 1935 49—51 Collier Bioch Feststellung der Verwandtschaft bei Insekten ZeitWissInsBiol, XVI, 1920, 1—5 Comas, M Sur l'orig des pigments des *Chironomus* CRSocBiol, XCVI, 1927 866—868 Connor, C Stud on lipochromes AmerJourPath, IV, 1928 227—244 Courtois, A 1928—1930 cm § 132 Craig, R and Clark, J The hydrogen ion concentration and buffer value of the blood of larvae, etc JourEconEnt, XXXI, 1938 51—54 Cuenot, L 1906 cm § 57 Et sur le sang, etc ArchZoolExpGen, V, 1888 43—47 Le sang des Meloe, etc BullSocZoolFrance, XV, 1890 124—128 Et sur le sang et les organes lymphat dans la serie animale ArchZoolExpGen, IX, 1891 365—410 Et physiol sur les Orthopteres ArchBiol, XIV, 1895 293—341 Les globules sanguins et les organes lymphoides des invertébrés ArchAnatMicr, I, 1897 153 Cumley, R The relations among *Drosophila* species as determined by the complement fixation, etc JourExpZool, LXXX, 1939 299—314

Dewitz, H Die selbstand Fortbewegung der Blutkörperchen der Gliedertiere NaturwRund, IV, 1889 221—222 Eigentatige Schwimmbewegung der Blutkörperchen, etc ZoolAnz, XII, 1889 457—464 Dewitz, J Unters ub die Verwandlung von Insekten ArchAnatPhysiol, 1902 327—340, suppl 1905 389—415 Weit Mitt zu meiner Unters ub die Verwandlung der Insektenlarven Ibid, 1902 425—442 Rech exp sur la metamorphose des insectes, etc CRSocBiol, LIV, 1902 44—47 Zur Verwandi der Insektenlarven ZoolAnz, XXVIII, 1904 166—182 Der Einfl der Wärme auf Insektenlarven ZentrBakt, XVII, 1906 40—53 Die wasserstoffssuperoxydzersetzende Fähigkeit der mannli Schmetterlingspuppen ZentrPhysiol, XXII, 1908 145—150 Ueb die Entstehung gewisser Farben des Schmetterlingskokons ArchEntwMech, XXXI, 1911 617—636 Unters ub die Geschlechtsunterschiede ZentrPhysiol, XXVI, 1912 215—218, ZoolJahrb, XXXVI, 1916 11—24, ZoolAnz, XLVII, 1916 126—132 Ueb die Einw der Pflanzenschmarotzer auf die Wirtspflanze NaturZeitForstLandw, XIII, 1915 288—294 Bedeut der oxydier Fermente, Tyrosinase, für die Verwandlung, etc ZoolAnz, XLVII, 1916 123—124 Ueb Hamolysine, Aphidolysine bei Pflanzenläusen Ibid, XLVIII, 1917 389—396, XLIX, 1918. Ueb die Entsch der braunen Farbe gewisser Schmetterlingskokons NaturWoch, XVII, 1918 685—686 Bemerk, zu E Brecher, etc und H Przibram und E Brecher Ursachen tier Farbkleidung, etc BiolZentr, XLI, 1921 330—335 Exp Unters ub die Verwandlung, etc ZoolJahrb, XLI, 1924 245—334 Dinulescu, G 1932 cm § 57 Drillon, A Sur le milieu interieur des Lepidopteres CRSocBiol, CXV, 1934 1194—1195 (Compos chim de l hemolymphe) Ibid, CXVIII, 1935 131—132 Dujardin, F Resume d'un memoire sur les trachees des animaux articules et sur la pretendue circulation peritracheenne CRAcadSciParis, XXVIII, 1849 674—677 Ducceschi, V Il sangue del Bombyx mori allo stato larvale AttiAccadGeorgofili, LXXX, 1902 365—382 Dunbar, W Ueb das serobiol Verhalten der Geschlechtszellen ZeitImmForsch, IV, 1910 740—760, VII, 1910 454—497 Dutto, U Luciani, L Communic al 3 Congresso Naz di Bacol e Sericoltura, Torino, 1895 5—8 Duval, M et Portier, P (Composition de l'hemolymphe) CRSocBiol, XCVII, 1927 1605—1606, IC, 1928 1831—1832 Duval, M, Portier, P et Courtois, A Sur la pres de grandes quantites d'acides amines dans le sang des insectes CRAcadSciParis, CLXXV, 1928 652—653

Eckstein, F Ein Beitr zur exp Parasitol der Insekten ZeitParas, II, 1930 571—582 Erhardt, A Die Verwandtschaftsbestimmungen mittels der Immunisationsreaktionen, etc ErgZool, VII, 1931 279—377

Face, L Sulla resist delle larve degli Anofelini alla salinita RivMalar, VII, 1928 18—30 Faure-Fremiet Les amibocytes des invertebres BullHistAppl, IV, 1927 33—39 Fiessinger, N Rôle de la lipase dans la defense antibacillaire RevTubercul, VII, 1910 177—199 L'immunisation antituberculeuse de la mite d'abeilles CRSocBiol, LXXXIII, 1920 147—148 Les ferments des leucocytes Paris, 1923 Fink, D 1925, 1927, 1930 cm § 132 The appl of stud in hydrogen ion concentration to entom research AnnEntSocAmer, XX, 1927 503—512 Fisher, R The eff of acetic acid vapor treatment on blood cell counts, etc Ibid, XXVIII, 1935 146—153 The eff of a few toxic substances upon the total blood cell count etc Ibid, XXIX, 1936 335—340 Fleig, L L'activite peroxydasique comparee du sang et des organes chez les invertebres, etc CRSocBiol, LXIX, 1910 66—69 Activite peroxydasique du sang et tissus chez les insectes Ibid 539—541. Fleisch, A Die Wasserstoffionenkonzentration als Regulator der Atemgrosse ArchGesPhysiol, CXC, 1921 Florentin, M Et sur la faune des mares salées, etc Paris, 1899 Florin, M La fonct respir du milieu inter dans la serie animale AnnPhysiol, X, 1934 599 Sur la teneur en oxygene et en CO₂ du sang des insectes, etc CRSocBiol, CXVII, 1934 1224—1226 Sur l'activite anhydrique du milieu inter des invertebres BullAcadRoyBelg, XX, 1934 92, ArchIntPhysiol, XL, 1935 283 Sur la teneur en proteines du plasma sanguin des insectes CRSocBiol, CXVIII, 1935 1224—1226 Nouv donnees sur la teneur en proteines du plasma sanguin des insectes Ibid, CXXIII, 1936 1024—1026 Sur le taux de l'uricemie chez les insectes Ibid 1247—1249 Sur la glycemie plasmatique vraie des insectes Ibid 1249—1251 Sur la compos du plasma sanguin des insectes, etc ArchIntPhysiol, XLV, 1937 6—16 Variations de compos du plasma

sanguin au cours de la metamorphose, etc Ibid 17—31 Sur la teneur du plasma sanguin des insectes en proteines, en acide urique et en CO_2 total Ibid 241—246 Contr a l'et du plasma sanguin des insectes MemAcadRoyBelg, (8), XVI, 1937 1—69 Taux des subst reductrices fermentescibles, glycemie vraie, du milieu inter des invertebres BullSocChim-Biol, XIX, 1937 990 Florkin, M et Blum, H Sur la teneur en proteines du sang et du liquide coelomique des invertebres ArchIntPhysiol, XXXVIII, 1934 353 Folco, G Ric sugli inclusi cellul del corpo adiposo e dell'emolima degli insetti Atti-SocToscSciNat, XXXIV, 1925 22—24 Folpners, T Tyrosinase, ein Gemenge von zwei Enzymen BiochZeit, LXXVIII, 1916 180—190 Fox, H and Baldes, E The vapour pressures of the blood of Arthropods, etc JourExpBiol, XII, 1935 174—178 Fredericq, L La respiration de l'oxygene dans la serie animale RevSci, XXVIII, 1881 560 Sur le sang des insectes BullAcadRoyBelg, (3), I, 1881 487—490 Note sur le sang et la respiration des vers-a-soie TravLabFredericq, V, 1895 196—198 Sur la concentration moleculaire du sang et des tissus des animaux aquatiques, ArchBiol, XX, 1904 709—730 Frew, I 1929 cm § 132 Fuerth, O Tier Farbstoffe, Melanine, etc OppenheimerHandbBioch, I, 1909 743 Fuerth, O und Jerusalem, E Zur Kennt der melanot Pigmente, etc BeitrChemPhysiol, X, 1907 131—173 Fuerth, O und Schneider, H Ueb tier Tyrosinasen und ihre Beziehungen zur Pigmentbildung Ibid, I, 1901 229—242 Physiol und chem Unters ub melanot Pigmente ZeitAllg-PatholAnat, XV, 1904 618—646 Fulton, J Animal chlorophyll, etc QuartJour-MicSci, LXVI, 1922 339—396

Gadeau de Kerville, H Exp physiol sur le Dytiscus, etc BullSocEnt-France, 1897 91 Gebhardt, A Histol Struktur des Caraben-Blutes ZeitZellMikr-Anat, XV, 1937 530—539 Geddes, F Sur la chlorophylle animale ArchZoolExp, VIII, 1879 51 Gedroy, M L'infl de la lymphe des insectes sur le microbe de la rage PolskPismEnt, II, 1923 196—199 Gerould J Blue-green caterpillars, etc, JourExpZool, XXXIV, 1921 385—415 Stud on the Pieridae, etc YearBookCarnegieInst, XX, 1922 202—204 Inheritance of olive-green and blue-green variations, etc JourExp-Zool, XIII, 1926 413—427 Stud in the general physiol and genetics of butterflies, Quart-RevBiol, II, 1927 58—78 Gessard, C Sur la tyrosinase CRAcadSciParis, CXXX, 1900 1327—1330 Ét sur la tyrosinose AnnInstPasteur, XV, 1901 593 Tyrosinase animale CRSocBiol, LIV, 1902 304 Sur la tyrosinase de la mouche doree CRAcadSciParis, CXXXIX, 1904 644 Sur deux phenom de color dûsa la tyrosinase CRSocBiol, LV, 1904 285 Sur la color dela mouche doree Ibid, LVII, 1904 320 Geyer, K Unters ub die chem Zusammensetzung der Insektenhaemolymph, etc ZeitWissZool, CV, 1913 349—499 Giunti, M cm § 8 Glaser, R The growth of insect blood cells in vitro Psyche, XXIV, 1917 1—7 Anthocyanin in Pterocoma, etc Ibid 30 On the existence of immunity principles in insects Ibid, XXV, 1918 39—46 Hydrogen ion concentration in the blood of insects JourGenPhysiol, VII, 1925 599—602 Acquired immunity in silk-worms JourImmun, X, 1925 651—662, StudRockefellerInstMedRes, LV, 1926 575—585 Gortner, A A contr to the stud of the oxydases JourChemSocLondon, IIIC, 1910 110—120 The origin of the brown pigment in the integuments of the larva of Tenebrio, etc JourBiolChem, VII, 1910 365—370 Stud on melanin Ibid, X, 1911 89—94 The origin of the pigment and the color pattern in the elytra of the Colorado potato beetle, etc AmerNatur, XLV, 1911 743—755 Graber, V Ueb die Blutkorperchen der Insekten SitzBerAkadWissWien, LXIV, 1871 9—44 Blut der Insekten WienAnz, 1871 2 Graubard, M Tyrosinase in mutants of Drosophila, etc JourGenet, XXVII, 1933 199—218 Gresens, J 1928 cm § 132 Griesebach, H Beitr zur Kennt des Blutes Arch-GesPhysiol, L, 1891 473—550 Griffiths, A 1892 cm §§ 2 u 8 On the blood of invertebrata ProcRoyEdinburgh, XVIII, 1891 288—294, XIX, 1892 116—130 Rech sur les couleurs de quelques insectes CRAcadSciParis, CXV, 1897 958—959, ChemNews, LXVI 305, JourChemSoc, LXIV 236 Respiratory proteids 1897 17—24 Sur la color de la mouche doree CRSocBiol, XLVII, 1901 320

Haber, V 1926 cm § 8 Haehn, H Die Zerlegung der Tyrosinase, etc Bioch-Zeit, CV, 1920 169—192 Hao, L Sur les facteurs de l'immunité chez la chenille de

Galleria, etc CRSocBiol, CXXV, 1937 993—995 Harnisch, O 1925 cm § 8 Verbreitung und okol Bedeutung des Haemoglobins bei den Chironomidenlarven CongrIntZool X, 1929 345—357 Ein Beob ub Atemgrosse, Leibeshohlenflussigkeit und Enddarm der Larve von Chironomus, etc VerhDeutZoolGes, XXXIII, 1929 57—63 Osmoregulation und osmoregul Mechanismus der Larve von Chironomus, etc ZeitVerglPhysiol, XXI, 1934 281—295 Primare und sekundare Oxybiose der Larve von Chironomus, etc ZeitVerglPhysiol, XXIII, 1936 391—419 Hasebroek, H Ueb die Entstehung des neuzertl Melanismus der Schmetterlinge, etc ZoolJahrb, XXXVII, 1914 567—600 Die morph Bedeutung der Entw des Melanismus der Hamburger Eulenform Cymatophora, etc Ibid, XXXVI, 1918 Ein neuer Nachweis des Grosstadt-Melanismus, etc Ibid, XXXVII, 1920 279—292 Ueb die ontogen Wanderung der Zwillingsflecke auf den Vordeflugeln von Vanessa, etc Ibid 293—304 Die Dopaoxydase, Bloch, ein neues melansier Ferment, etc BiolZentr, XLI, 1920 367—373 Ueb die Entstehung der schwarzen Pigmentierung beim Melanismus, etc ArchDermSyphil, CXXX, 1921 253 Unters zum Problem des neuzertl Melanismus der Schmetterlinge Fermentforsch, V, 1921 1—40, VI, 1922 297—333, VII, 1923 139—142, 143—152, 183—194, VIII, 1925 197—226, EntMitt, XIV, 1925 398—399 Zur Entw-Mechanik der schwarzen Flugelfarbung der Schmetterlinge, etc ArchEntw-Mech, LII, 1922, 261—275 Neue Unters ub den Hamburger Grosstadtmelanismus, etc IntEntZeit, XVI, 1922 20—24, 32—34 Neues zur Entw der Schmetterlingsfärbung Ibid, XVIII, 1924 182—185 Die prinzipielle Lösung des Problems des Grosstadt- und Industriemelanismus, etc Ibid, XIX, 1925 78—80 Zur kunstl Melansierung der Schmetterlinge, etc Ibid 151—152 Neues zur Entw des Schmetterlingsflügels, etc ArchGesPhysiol, CCVII, 1925 140—155 Ein weit Beitr zur Frage der Entstehung des Industrie- und Grosstadtmelanismus, etc IntEntZeit, XX, 1926 25—29 Tatsachen und Kritik in Frage des Industriemelanismus Ibid, XXI, 1927 25—30 Atmosphäre und Luftströmungen in ihren Bezieh zum Industrie- und Grosstadtmelanismus Ibid, XXII, 1928 313—318, 321—335 Ueb den Industrie- und Grosstadtmelanismus, etc ZeitIndAbstVererb, L, 1929 201—218 Nochmals mein in Hamburger Industriegebiet kunstl erzielter Melanismus IntEntZeit, XXVIII, 1934 118—124 Ein indukt Beweis zum Industriemelanismus, etc Ibid 437—442 Industrie und Grosstadt als Ursache des neuzertl vererbbaeren Melanismus, etc ZoolJahrb, LIII, 1934 411—460, ForschFortschr, X, 1934 397—398 Heidenhain, M Ueb Blut und Blutdrusen bei Raupen VerhXIntMedCongr, II, 1891 83 Heikertinger, F Die Coccinelliden, ihr Ekelblut, ihre Wartracht, etc Biol-Zentr, LII, 1932 65—102, 385—412. Heller, J und Moklowska, A Ueb die Zusammensetzung des Raupenblutes bei Deilephila, etc BiochZeit, CCXIX, 1930 473—489 Hemmingsen, A 1924 cm § 132 Hollande, A Rech phys-chim sur le sang de quelques insectes Lyon, 1906—1907 1—54 Et phys-chim du sang de quelques insectes Grenoble, 1907 1—97 Contr a l'et du sang des Coleopteres Arch-ZoolExp, II, 1909 271—294 Ét histol comp du sang des insectes, etc Ibid, VI, 1910—1911 283—323 Absence d'alexine dans le sang des insectes CRSocBiol, LXXXII, 1919 218—220 Rem au sujet de la transform en masse brunâtre des bacilles tuberculeux a l'interieur des phagocytes, etc Ibid, LXXXIII, 1920 670—672 La form du pigment brun-noir, melanine, au cours de la phagocytose, etc Ibid 726—727 Oenocytoïdes et teratocytes du sang des chenilles CRAcadSciParis, CLXX, 1920 1341—1344 (Encapsulation des parasites) ArchZoolExpGen, LIX, 1920 543—563 La phagocytose et la digestion des bacilles tuberculeux, etc CRSocBiol, IC, 1928 120—122 Rem au sujet des teratocytes du sang des insectes, etc ArchZoolExpGen, LXIX, 1929 1—11 La digestion des bacilles tuberculeux par les leucocytes, etc Ibid, LXX, 1930 231—280 Hollande, A et Moreau 1922 cm § 155 Hollande, A et Vicher, M Vaccination de l'insecte par un virus vivant sensibilise CRSocBiol, IC, 1928 1471—1473 Hufnagel, A Rech histol sur la metamorphose d'un Lepidoptere, etc ArchZoolExpGen, LVII, 1918 47—202 Huff, C Immunity in invertebrates PhysiolRev, 1940 68—88 Hungerford, H Oxyhaemoglobin present in backswimmer Buena, etc CanadEnt, XLV, 1922 262—263

Ishimori, N Sur l'immunisation des chenilles CRSocBiol, XC, 1924 843—

845 Ishimori, N et Metalnikov, S Immunisation de la chenille de *Galleria*, etc CR AcadSci Paris, CLXXXVIII, 1924 2136—2138 Ishizaka, T Ueb kunstl Melanine und das natürl im Organismus des Maikafers vorkomm Melanin ArchExpPath-Pharm, LVIII, 1908 198 Iwasaki, Y Sur quelques phen provoques chez les chenilles par l'introd des corps etrangeas ArchAnatMicr, XXIII, 1927 319—346

Jameson, A and Atkins, W 1921 см § 57 Janet, C Remplacement des muscles vibrat par des colonnes d'adypocytes CR AcadSci Paris, CXLII, 1906 1095—1097 Histolyse sans phagocytose des muscles vibrat, etc Ibid, CXLIV, 1907 393—396 Histogenese du tissu adipeux, etc Ibid 1070—1073 Histolyse des muscles de mise en place, etc Ibid, CXLV, 1907 1205—1208 Sur l'origine du tissu adipeux, etc BullSoc EntFrance, 1907 350—351 Anat du corselet et histolyse des muscles vibrateurs, etc Li-moges, 1907 Jaworowski, A Weit Result-entw-geschichtl und anat Unters ub die Eierstocke bei *Chironomus*, etc ZoolAnz, VI, 1883, 211—215

Jesus, P Phys.-chem factors in Anopheline ecology PhilippJourSci, LXII, 1937 125—136 Jucci, C L'immunita negli insetti AnnIgiene, XXXIV, 1924 814—832 Sui pigmenti del sangue, del bozzolo e delle uova nei bachi da seta AttiAccadLincei, (6), XI, 1930 86—90 Il pigmento del sangue e della secrezione serica nei bachi da seta ArchZoolItal, XV, 1931 313—320 Sulle sostanze coloranti del sangue e del bozzolo in varie rasse di bachi da seta, etc Ibid, XVI, 1932 1278—1284 Sul comportamento eredit del colore del sangue, etc Ibid, XVII, 1932 495—502 Ric sui pigmenti del sangue, etc BollSocNatNapoli, XLIV, 1933 251—256 Jucci, C e Deiana, G L'acido urico nel sangue dei bachi da seta BullSocItalBiolSper, V, 1930 167—170

Kalmus, H Unters ub Sauerstoffentzug und Narkose bei Insekten, etc BiolGen XI, 1935 43—70 Kawamoto, N Oxygen capacity of the blood of certain invertebrates, etc SciRepTokyoUniv, III, 1928 Kawase, S Suda, K and Saito, R The blood of the silk worm JourChemSocJap, XLII, 1921 118—130 Keilin, D On cytochrome, a respiratory pigment, etc ProcRoySocLondon, B, XCVIII, 1925 312—339 Le cytochrome, pigment respiratoire, etc CRSocBiol, XCVII, 1927 39—70 Cytochrome and respiratory enzymes ProcRoySoc, B, CIV, 1928 206—252 Cytochrome and intracell respir enzymes ErgEnzymforsch, II, 1933 239—271 Kellogg, V Phagocytosis in the postembr development, etc AmerNatur, XXXV, 1901 Kemnitz, G 1917 см § 8 Kemper, H (Erythrocytes in the body cavity of *Cimex*) ZeitParas, V, 1932 112—137 Kirmann, A Contr a l'et des hemoglobines, etc BullSocChim-Biol, XII, 1930 1146 Kligler, J and Theodor, O Eff of salt concentration and reaction on the develop of *Anopheles*, etc BullEntRes, XVI, 1925 45—49 Robert, R 1903 см § 57 Koch, H The absorption of chloride ions by the anal papillae of *Diptera* larvae JourExpBiol, XV, 1938 152—160 Koch, H and Krogh, A La fonction des papilles anales der larves de *Dipteres* AnnSocSciBruxelles, LVI, B, 1937 459 Kocian, V and Spacek, M Die Bestimmung der Wasserstoffionenkonz der Körperflüssigkeit von *Coleopteren* ZoolJahrb, LIV, 1934 180—190 Koidsumi, K On the fatal eff of sea water upon the larvae of *Chironomus*, etc Dobuts Zasshi, XL, 1928 131, JapanJourZool, II, 1929 2 On the toxic action of sea water on a fresh water insect larva of *Chironomus*, etc JourSocTropAgr, III, 1931 248—263 Kojima, K 1930 см § 132 Kollmann, M Rech zur les leucocytes et le tissu lymphoide des invertebres AnnSciNatZool, VIII, 1908 1—240 Копее, S Exp Unters ub die Entw der Geschlechtscharaktere bei Schmetterlingen BullIntAcadSciCracovie, 1908 893—918 Ueb morphol und histol Folgen der Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen Ibid, 1910 186—197 Krey, J Unters zur Oekol und Physiol der Trichopterenlarven, etc ZoolJahrb, LVIII, 1937 201—224 Krogh, A The active absorption of ions in some freshwater animals ZeitVerglPhysiol, XV, 00 335 Krukenberg, C Ueb die Hydrophiluslymphe VerhMedNatVerHeidelberg, III, 1881 79—88 Weit Beitr zum Verstand und zur Gesch der Blutfarbstoffe bei den wirbell Tieren VerglPhysiolStud, I, 5, 1881 49—57 Ueb tier Farbstoffe und deren physiol Bedeutung Ibid, I, 2, 1882 65 Die Pigmente, ihre Eigenschafter, ihre Genese und ihre Metamorphosen bei wirbell Tieren Ibid, II, 3, 1882 1 Ueb die melanot Verfärbungen der Uranidine, Ibid 14 Zur

Kennt der Verbreit der Lipochrome im Tierreiche Ibid 92 Zur vergl Physiol des Lympe, der Hydro- und Haemolympe VerglPhysiol, StudKusAdria, II, 1882 Grundz einer vergl Physiol der Farbstoffe und der Farben VerglPhysiolHeidelbergVotr, 1884 Zur Kennt der Serumfarbstoffe SitzBerJenaGesMedNaturw, 1885 Kuenckel d'Hercula is J Le criquet nelerin et ses changements de coloration, etc CRAcadSciParis, CXIV 1892 240 Les grands Acridiens et leur changement de couleur, etc Ibid, CXXXI, 1900 958—960 Kuroda, K Et sur la teneur en eau dans le sang du ver-a-soie, etc Keijo JourMed, V, 1934 151—164 Kuwana, Z Reducing power of the body fluid of the silk worm JapJourZool, VII, 1937 273—303 (Uric acid in the blood of Bombyx) Ibid 305—309

Landois, H Beob ub das Blut der Insekten ZeitWissZool, XIV, 1863 55—70 Landois, H und L Ueb die numerische Entw der histol Elemente des Insekten-korpers Ibid, XV, 1865 307—327 Lange, H Die Phagocytose bei Chironomiden ZeitZellfMikrAnat, XVI, 1932 752—805 Lancaster, E Prelim notice of some observ with the spectroscop on anim substance JourAnatPhysiol, II, 1868 114 Abstract of a report on the spectr exam of certain anim substances Ibid, III, 1870 119—129 Ueb das Vorkom von Hamoglobin in den Muskeln, etc ArchGesPhysiol, IV, 1871 320 A contrib to the knowl of haemoglobine ProcRoySocLondon, XXI, 1872—1873 70 Lattes, L Esistono isoteazioni negli invertebrati? BollSocItalBiolSper, XVIII, 1933 1433—1435 Lebrun, H Les cellules pericardiques de la larve de Corethra CRAssAnatGand, XVII, 1922 191—193 Leitch, I The function of haemoglobin in invertebrates, etc JourPhysiol, L, 1916 370—379 Lengerken, H Die Salzkafer, etc ZeitWissZool, CXXXV, 1929 1—162, MittDeutEntGes, I, 1930 42—44 Halophile und halobionte Coleoptera TierwNordOstsee, XI, 1929 1—32 Lenz, F Salzwisser und praanale Blutkriemen der Chironomus, etc NaturwWoch, XIX, 1920 87—91 Salzwasser-Chironomus, etc MittGeorgGesLubeck, XXXI, 1926 153—169 Lepesme P Note prelim sur la cytol du sang des Acridiens BullSocHistNatAfrNord, XXIX, 1938 241—248 Leprieur Sur les coleopteres qui se trouvent dans les marais salins, etc AnnSocEntFrance, III, 1845 24 Lindemann, H 1926 cm § 132 Linden, M. 1903 cm § 57 Luna, de Sur la participation d'une peroxydase a l'apparition du pigment chez la Drosophila, etc CRAcadSciParis, CLXXVIII, 1924 525—527, 878—881

Maccchiati, L La clorofilla negli Alidi, BullSocEntItal, XV, 1883 163 Mac-munn, C On the occur of chlorophyll in animals RepBritAssAdvSci, LIII, 1884 532—534 Further observ on enterochlorophyll, etc ProcRoySocLondon, XXXVIII, 1885 314—323 Res on myohaematin and the histohaematin Ibid, XXXIX, 1886 248—252, PhilTransRoySocLondon, CLXXVII, 1887 267—298 Further obs on some of the applic of the spectroscop in biology, etc ProcBirminghamPhilSoc, V 177 Krukenberg's chromatological speculation, Nature, XXXI, 1885 Magretti, P Ric micr sopra i liquidi di secrez e di circoloz nelle larve di alc Imenotteri, etc BollSciPavia, IV, 1882 58 Maignon, F 1903 cm § 132 Maluf, N The blood of Arthropods QuartRev-Biol, XIV, 1939 149—191 Manunta, C I pigmenti del sangue e i pigmenti delle uova, etc in varie razze di bachi da seta Ric della vitamina A nel sangue ArchZoolItal, XXIII, 1936 273—281 Marchal, P Notes sur les react histol et sur la galle anim interne provoquée chez une larve de Diptere par un Hymenoptere parasite, etc CRSoc-Biol, 1897 Martin, S and Conter, F Serol stud of moth proteins, etc Ann-EntSocAmer, XXVII, 1934 372—383 Matsumura, S Biochem and genet stud on some enzyme actions of the larvae of the silk worm, etc NaganoSerieExpSta, IV, 1930 4—11 (Ferments of haemolymph) BullSerieSilkIndJap, III, 1930 9—10 May, R (Reducing subst and chlorides in Orthoptera BullSocChimBiol, XVII, 1935 1045—1053 McGregor, M The signif of the pH in the develop of mosquito larvae Parasit, XXI, 1929 132—157 Megusar, F Ueb Ausfärbungsprozess bei den Kafern ZeitPhysiol, XX, 1906 326 Mellanby, K The functions of insect blood BiolRev, XIV, 1939 243—261 Melvin, R 1931 cm § 8 Mercier, L Les proces phagocyt pendant le metamorphose, etc ArchZoolExpGen, V, 1906 1—151 Meyer, P 1930 cm § 57 (Pflanzl Pigmente im Insektenblute) ZeitVerglPhysiol, XI, 1930 173—209 La pression

colloïdo-osmotique de l'hémolymph de quelques Trachéates. *CRSocBiol*, CXX, 1935: 1005—1007. Colloid osmot. pressure of the haemolymph of some terrestr. invertebrates. *Nature*, CXXXVII, 1936: 401—402. (Colloid osmot. pressure in Mant.s). *JourPhysiolPathGen*, XXXIV, 1936: 448—453. Mokłowska, A. Rech. sur la compos. chim. du sang chez la chenille du *Deilephila*, etc. *ActaBiolExpVarsovie*, III, 1929: 241—253. Mueller, K. Ueb. die korpuskulären Elemente der Blutflussigkeit bei der erwachs. Honigbiene, etc. Berlin, 1925: 1—27. Munkelt, W. Tier. Saugkräfte, etc. *FortschrLandwWien*, I, 1926: 571—572. Muttkowski, R. 1921 cm. § 8; 1923, 1924 cm. § 132. The respiration of aquatic insects, *BullBrooklynEntSoc*, XV, 1920: 89—96, 131—141. Stud. on the respiration of insects, etc. *AnnEntSocAmer*, XIV, 1921: 150—156.

Nakajima, S. Ueb. die Veränderungen der Konzentrationen der Blutbestandteile der Seidenraupen, etc. *BullAgrChemSocJapan*, V, 1929: 16—21. Nazari, A. Il sangue del Bombyx mori allo stato larvale. *AttiAccadGeorgFirenze*, LXXX, 1902: 356—363. Newport, G. On the structure and develop. of the blood, etc. *AbstrPapersRoySoc*, V, 1845: 544—546; *AnnMagNatHist*, III, 1845: 364—367. Noel, R. et Pailliot, A. Sur le chondriome des cellules péricardiales, etc. *CRSocBiol*, XCV, 1926: 43—45.

Oertel, E. Metamorphosis in the honey bee. *JourMorph*, L, 1930: 295—346. Ongaro, D. La concentr. idrogenica nell'uova del figulello. *AttiRealIstVenetSci*, LXXXIX, 1930: 43; *AnnStazBacolSperPadova*, XLVI, 1931: 331—341. Ostwald, W. Ueb. die Lichtempfindlichkeit tierischer Oxydasen, etc. *BiochZeit*, X, 1908: 1—130.

Pailliot, A. (Cytologie de l'hémolymph). *AnnInstPasteur*, XXXIII, 1919: 403. Immunité natur. chez les insectes. *CRAcadSciParis*, CLXIX, 1919: 169. Cytologie du sang des chenilles de *Macrolepidoptères*. *Ibid*: 202—204. La karyokynétose, nouv. réaction d'immunité naturelle, etc. *Ibid*: 396—398. La karyokynétose; faits nouveaux, etc. *Ibid*: 740—742. (Ét. sur l'hémolymph). *Ibid*: 1122, 1921. Sur les oenocytoides et les tératocytes. *Ibid*, CLXXI, 1920: 192—193. L'immunité chez les insectes. *Ibid*: 757—759. Contrib. à l'ét. de l'immunité humorale chez les insectes. *Ibid*, CLXXII, 1921: 546—548. Mécanisme de l'immunité humor. chez les insectes. *Ibid*: 397—399. L'immunité acquise chez les insectes. *CRSocBiol*, LXXXII, 1920: 278—280. La phagocytose chez les insectes. *Ibid*: 425—426. Sur une réaction des macronucléocytes des chenilles d'*Euproctis*, etc. *Ibid*: 615—617. Infl. de la température sur le mécanisme de l'immunité humor. chez les insectes. *Ibid*, LXXXIV, 1921: 737—739. Les caractères de l'immunité chez les insectes. *Ibid*, LXXXVIII, 1923: 130—132. Sur une technique nouv. permettant l'ét. vitale du sang des insectes. *Ibid*: 1046—1048. L'ét. de l'immunité chez les insectes, etc. *JourMedLyon*, IV, 1923: 455—459. Les maladies bactér. des insectes. *AnnEpiph*, VIII, 1922: 95—291. Ét. in vitro dans le sang des insectes de la caryocinèse normale et de la réaction de caryocinétose, *BullHistAppl*, I, 1924: 216—223. La symbiose bactérienne et l'immunité humorale chez les insectes. *CRAcadSciParis*, CLXXXVIII, 1929: 1118—1120. La symbiose bactér. et l'immunité humorale chez les Aphides. *ibid*, CLXXXIX, 1929: 210—213. Les réactions cellul. et humor. d'immunité, etc. *Ibid*, CXC, 1930: 330—332. Traité de maladies du ver-à-soie. Paris, 1930: 1—279. L'infection chez les insectes, etc. *Lyon*, 1934: 1—535. Pailliot, A. et Noël, R. Rech. histophysiol. sur les cellules péricardiales et les éléments du sang des larves d'insectes, etc. *BullHistAppl*, V, 1928: 3. Palmer, J. S. Carotinoids and related pigments, etc. *ChemCatalCoNY*, 1922: 316. Palmer, S. and Knight, H. Carotin — the principal cause of the red and yellow colours, etc. *JourBiolChem*, LIX, 1924: 443—449. Anthocyanin and flavone-like pigments as cause of red coloration, etc. *Ibid*: 451—455. Pause, J. Beitr. zur Biol. und Physiol. der Larve von *Ch. nomus*, etc. *ZoolJahrb*, XXXVI, 1918: 339—452. Pérez, C. 1901, 1920 cm. § 132. Sur la métamorphose des insectes. *BullSocEntFrance*, 1899. Sur l'histolys musculaire chez les insectes. *CRSocBiol*, 1900. Sur quel. phénom. de la nymphose chez la fourmi, etc. *CRAcadSciParis*, 1901. Sur quel. points de la métamorphose des fourmis. *BullSocEntFrance*, 1901. Contrib. à l'ét. des métamorphoses, etc. *BullSciFrancBelg*, XXXVII, 1903: 195—427. Histolys phagocytaire. *CRSocBiol*, LVI, 1904: 781—992; LXII, 1907: 909; LXVI, 1909: 436. Rech. histol. sur la métamorphose des Muscides, etc. *ArchZoolExp*, (5), IV, 1910: 1—274. Obs. sur l'histolys et histogénèse dans la métamorphose, etc. *MémAcadBelg*, III, 1911: 1—103.

Pertzoff, V 1928 cm § 57 Phisalix, C Sur le changement de color des larves de *Phyllodromia*, etc CRSocBiol, LVIII, 1905 17—18 Pigorini, L Le variat della pressione osmot nell'uovo del figulello AnnStazBacSperPadova, XLV, 1927 57—61 Poisson, R (Hemo- et oenocytes) BullBiolFranceBelg, LVIII, 1924 49—305 Poisson, R et Pesson, P 1939 Polimanti, O Unters ub der Koeffizienten des osmot Druckes von *Bombyx mori* L, etc BiochZeit, LXX, 1915 74—92 Porchet, B Contr a l'et des reactions immunitaires chez les invertebres Bull-SocVaudSciNat, LVI, 1928 553—584 Portier, P Les oxydases dans la serie animale TravLabPhysiolSorbonne, 1897 1—116 Portier, P et Duval, M Concentration molec et teneur en chlore du sang de quel insectes CRSocBiol, XCVII, 1927 1605—1606 Poulton, E The essent nature of the colouring of the phytophagous larvae ProcRoySoc, XXXVIII, 1885 269—315 The colours of animals InterSciSeries, LXVIII, 1890 Pozzi-Escot Etatactuel de nos connoiss sur les oxydases et les reductses Paris, 1902 Phenom de reduction dans les organismes, Paris, 1906 Przibram, H Ueb tier Tyrosinasen und ihre Bezieh zur Pigmentbildung BeitrChemPhysiolHofmeister, L, 1901 229 Heuschreckengrun kein Chlorophyll FestschrLiebig, 1906, LiebigAnnChem, CCLLI, 1906 44 Grune Farbstoffe bei Tieren ZentrPhysiol, XX, 1906 36 Grune tier Farbstoffe Arch-GesPhysiol, CLIII, 1913 385—400 Urs tier Farbenkleidung ArchEntwMech, XLV, 1919 201—259, XLVIII, 1921 140—165 Die Ausfärbung des Puppencocone, etc BiochZeit, CXXVII, 1922 286—298 Die Rolle der Dopa in den Kokonen, etc ArchMikrAnat Entw CII, 1924 624—634 Przibram, H und Brecher, E Urs tier Farbkleidung ArchEntwMech, XLV, 1919 83—198, 199—272 Die Farbmodifikationen der Stabheuschrecke *Dixippus*, etc Ibid, L, 1922 147—185, AnzAkadWissWien, 1920 164—165 Przibram, H und Dembowski, J Urs tier Farbkleidung Arch EntwMech, XLV, 1919 260—272 Przibram, H, Dembowski, J, und Brecher, E Urs tier Farbkleidung Ibid, XLVIII, 1921 140—165 Przibram, H und Schmalfluss, H Das Dioxypyhenylalanin in den Kokons, etc BiochZeit, CLXXXVII, 1927 467—469

Quagliarriello, G Das Blut der wirbell Tiere WintersteinHandbVergIPhysiol, I, 1925 600

Rao, N and Sreenivasaya, M Occurr of free tyrosine in the lac insect, etc CurventSci, I, 1933 378—379 Rees, J Beitr zur Kennt der inneren Metamorphose von *Musca*, etc ZoolJahrb, III, 1888 1—134 Rengger, J 1817 cm § 57 Richardson, C, Burdette, R and Eagleson, C The determination of the blood volume of insect larvae AnnEntSocAmer, XXIV, 1931 503—507 Ries, E (Haemozyten in Wunden) ZeitMorphOekol, XXV, 1932 184—234 Rocci, U Sulla resist degli Zigenini all'acido cianidrico ZeitAlgPhysiol, XVI, 1914 42—64 Rocques, X 1909 cm § 57 Sur la variat d'une enzyme oxydante pendant la metamorphose chez un trichoptere, etc CRAcadSciParis, CIL, 1900 418—419 Rollett, A Zur Kennt der Verbr des Hamatins UntersMoleschott, VIII, 1861 531—544, SitzBerAkad-WissWien, LXIV, 1871 615—630 Ronzoni, E and Bishop, G 1929 cm § 132 Rooseboom, M Contr a l'et de la cytol du sang de cert insectes, etc ArchNeerl Zool, II, 1937 432—559 Rossum, A Ueb die Flussigkeit der Cimbexlarven Zeit-Chem, VII, 1871 423—424 Rudolfs, W Environm factors and mosquito breeding Trans4IntCongrEnt, II, 1929 945—959 Rudolf, W and Lackey, J The compos of water and mosquito breeding AmerJourHyg, IX, 1929 160—180

Samuely, F Melanine und ubrige Farbstoffe, etc BiochHandlex, VI, 1911 293 Sanchez y Sanchez, D L'histolyse dans les centres nerveux des insectes Trav-LabBiolUnivMadrid, XXI, 1923 385—422 L'histogenese dans les centres nerveux des insectes, etc Ibid, XXIII, 1925 29—52 Les agents histolysants du systeme nerveux des insectes Ibid, XXV, 1927 1—39 Die histolysier Krafte des Nervensystems der Insekten ArchNeurobiol, IX, 1929 236—272 Sandias, A 1908 mc § 57 Sato, K und Brecher, L Kann Dopa oder Tyrosin das Chromogen bei Wirbeltieren abgeben? ArchMikrAnat, CIV, 1925 649—658 Schaeffer, C 1889 cm § 132 Scheer, D

Die Farbstoffe der Chironomiden ArchHydrobiol, XXVII, 1934 Verbreitung und Rolle des Haemoglobins bei Chironomiden SitzBerGesNaturFrBerlin, 1935 123—133 Schmal-fuss, H und Barthmeyer, H Einw von Licht auf Melanin und o-Dioxybenzolstoff im Hautskelett von Kafern BiochZeit, CCXV, 1929 79—84 Postmortale Melaninbildung beim Mehlikafer Tenebrio, etc Ibid, CCXXIII, 1930 457—469 Vererbungstheor Betracht, etc uber Melanogen, insonderheit o-Dioxybenzolstoff, etc ZeitIndAbstVer, LIII, 1930 67—132, LVIII, 1931 332—371 Schmal-fuss, H und Bussmann, G Dunkeln des lebenden Mehlikafers Tenebrio, etc ZeitVerglPhysiol, XXIV, 1937 493—508 Schmal-fuss, H und Mueller, H Ueb das Hautskelett von Insekten, ub Dioxyphenylalanin in den Flugeldecken, etc BiochZeit, CLXXXIII, 1927 362—368 Schmal-fuss, H und Werner, H Chemismus der Entsteh von Eigenschaften ZeitIndAbstVer, XLI, 1926 285—358 Schmidt, E Die Histolyse und Histogenese der Muskulatur von Psychoda, etc ZeitMorphOekol, XIII, 1928 117—143 Schultz, W Kalteschwarzung bei Insektenlymphe, etc NovAct-LeopCarol, IV, 1937 563—564 Schulz, F Die Krystallisation von Eiweisstoffen, etc Jena, 1901 1—43 Ueb Farbstoff und Wachs der Blutlaus, etc BiochZeit, CXXVII, 1922 112—119. Die Korpersafte WintersteinHandbVerglPhysiol, I, 1923 747—812, Schulze, P Stud ub die tier Korper der Carotingrouppe SitzBerGesNaturFrBerlin, 1913 1—22 Stud ub tier Korper der Carotin-xanthophyllgruppe Ibid, 1914 398—406 Schweizer, K Zur Kennt der Desaminierung BiochZeit, LXXVIII, 1916 37—45 Tyrosinase et desamination Geneve, 1916 Sciachisano, J Quando si forma la dopa nei bozzoli di Lophyrus, etc ArchMikrAnatEntwMech, CIV, 1925 664—666, Senior-White, R Physiol factors in mosquito economy IndJourMedRes, XVI, 1928 11—30 Shigasaki, J Sur la sensibilite des chenilles, des chrysal et des pap de Galleria, etc CRSocBiol, XCIII, 1925 480—482 Sur l immunisation de Galleria, etc Ibid 573—574 Shinoda, O 1931 cm § 57 Shull, W Inhibition of coagulation in the blood of insects by the fatty acid vapor treatment AnnEntSocAmer, XXIX, 1936 341—349 Shull, W and Rice, P A method for tempor inhibition of coagulation in the blood of insects JourEconEnt, XXVI, 1933 1083—1089 Shull, W, Riley, M and Richardson, C Some eff of cert toxic gases on the blood of the cockroach Periplaneta, etc Ibid, XXV, 1932 1070—1072 Skobeltzine, V Infl du syst nerveux sur l'immunité chez les chenilles de Galleria, etc AnnInstPasteur, XLVII, 1931 660—666 Le role du syst nerveux dans l'immunité chez les chenilles, Ibid, XLVIII, 1931, Sorby, H On the coloring matter of some Aphids QuartJourMicSci, XI, 1871 352—361 Sosnowski, J Contr a l'et de la physiol du develop des mouches BullInt-AcadSciCracovie, 1902 568—573 Spitzer, K Der Gehalt von Kokonen der Nachtpfauenaugen Saturnia an Orthodioxxybenzolderivat AnzAkadWissWien, LXIII, 1926 71—73 Spooner, C 1927 cm § 57 Staudenmayer, T und Stellwaag, F 1940 cm § 57 Steche, O Die sekund Geschlechtscharaktere der Insekten und das Problem der Vererb des Geschlechts ZeitIndAbstVer, VIII, 1912 284—291 Beob ub Geschlechtsunterschiede der Haemolymph von Insektenlarven VerDeutZoolGes, XXII, 1912 272—280 Steche, O und Waentig, P Unters ub die biol Bedeut und die Kinetik der Katalase BiblZool, XXVI, 1913 415—473 Steudell, W 1912 cm § 132 Stuebel, H Die Fibringerinnung als Kristallisationsvorgang ArchGes-Physiol, CLXXXI, 1920 285—309

Tateiwa, J La formule leucocytaire du sang des chenilles normales et immunisees de Galleria, etc AnnInstPasteur, XLII, 1928 791—804 Tauber, O Mitosis of circulating cells in the haemolymph of the roach Blatta, etc JourSciIowaStateColl, X, 1936 431—439 The eff of ecdysis on the number of mitotically dividing cells in the haemolymph of the insect, etc AnnEntSocAmer, XXX, 1937 35—39 Tauber, O and Yeager, J On the total blood haemolymph cell count of the field cricket Gryllus, etc IowaStaColl-JourSci, IX, 1934 13—24 On total haemolymph blood cell counts of insects AnnEnt-SocAmer, XXVIII, 1935 229—240, XXIX, 1936 112—118 Taylor, A Experimentally induced changes in the cell complex of the blood of Periplaneta, etc Ibid, XXVIII, 1935 135—145 Taylor, I and Birnie, J Hydrogen-ion activity changes

in Galleria, etc *PhysiolZool*, VII, 1934 593—599 *AnatRec*, LIV, 1932 39, 54 *Teodoro*, G Solla pres di una tirosinasi nella emolimfa del Bombyx mori *BollZool*, II, 1931 235—238 *Ferre*, L Sur les troubles physiologiques qui accompagnent la metamorphose des insectes holometaboliens *CRSocBiol*, 1898 Contr a l'et de l'histolyse et histogenese du tissu muscul chez l'abeille *Ibid*, 1899 896, *BullSocEntFrance*, 1899 351—352 Sur l'histolyse muscul des Hymenopteres *CRSocBiol*, 1900 Metamorphose et phagocytose *Ibid*, 1900 Contr a l'et de l'histolyse du corps adipeux chez l'abeille *Ibid*, LII, 1900 160, *BullSocEntFrance*, 1900 62—66 *Thienemann*, A Chironomiden-Metamorphosen *ArchHydrobiol*, XIX, 1928 585—623 *Thompson*, W Entomophagous parasites and phagocytes, *Nature*, CXXV, 1930 167 Reaction of the phagocytes of Arthropods to their internal insect parasites *Ibid* 565—566 *Thorpe*, W Miscell records of insects inhabiting the saline waters, etc *PanPacifEnt*, VII, 1931 145—153 *Tisek*, M 1927 cm § 132 *Toumanoff*, K La tuberculose exper chez un phasme *CRSocBiol*, XCII, 1925 14—15 L'action combinee de l'obscurite et de la temperature sur la melanogenese chez Dixippus, etc *Ibid*, XCIV, 1926 565—566 Sur la teneur en tyrosinase des differents organes de Dixippus, etc *Ibid*, XCV, 1926 372—374 Essais sur l'immunisation des abeilles *CRAcadSciParis*, CLXXXV, 1927 1078—1080 L immunisation et la phagocytose chez les larves d'abeilles *CRSocBiol*, CIII, 1930 968—970 *Trelease*, S and H Immunity of cert insects to selenium poisoning *Science*, LXXXV, 1936 590

Urech, F 1890 cm § 57, 1891, 1892, 1894, 1896—1889 cm

Vaney, C Contr a l'et des larves et des metamorphoses des Dipteres *AnnUniv-Lyon*, (2), I, 1902 *Vaney*, C et *Pelosse*, J Relations entre le sang et la coloration du cocon chez le Bombyx mori *CRAcadSciParis*, CLXXIV, 1922 1372—1374 Origine de la color natur de la soie chez le Bombyx mori *Ibid* 1566—1568 *Veneroso*, A L'urea e l'azoto ureico nell'emolimfa del Bombyx mori *BollStazSperGels-BachAscoliPiceno*, XII, 1933 24—33 Manosloff reaction for diagnosis of sex of larvae of Bombyx mori *Ibid*, VIII 131—139 *Verne*, J Hémoglobine et chlorophylle, etc *BullSocZoolFrance*, IL, 1924 526—534 *Verson*, E 1900, 1911 cm § 132 Zur Kennt der Drusenzellen, sogen inner Sekretion, welche in den Blutlacunen der Insekten vorkommen *ZoolAnz*, XXXVIII, 1911 295—301 *Vicher*, M Contr a l'et de l'immunité chez l'insecte *Montpellier*, 1928 *Vidale*, E e *Sepulcri*, P Tropismi nell'ovoposizione degli Anophelini *RivMalarol*, VIII, 1929 172—175 *Villard*, J Contr a l'et des chlorophylles animales *CRSocBiol*, LV, 1903 1580—1582 Ét de physiologie comp sur le pigment chlorophyllien, etc *Lyon*, 1907 *Voinov*, D 1898 cm § 57

Wagner, R Ueb Blutkörperchen bei Regenwürmern, Blutegehn und Dipterenlarven *ArchAnatPhysiol*, 1835 311—313 Nachtr zur vergl Physiologie des Blutes *Ibid*, 1838 Ueb die Form der körperl Elemente des Blutes bei Arthropoden, etc *BiolZeit*, X, 1890 428 *Wegener*, M Ueb Bildungsherde der Hamocyten bei Lepidopterenlarven etc *ZoolAnz*, LVII, 1923 28—38 *Weindl*, T Pigmententstehung auf Grund vorgebildeter Tyrosinasen *ArchEntwMech*, XXIII, 1907 632 *Weinland*, E 1906—1909 cm § 132 *Wenig*, K and *Joachim*, J The eff of insulin on lymph sugar in the silk worm *VestČeskoslZoolSpol*, III, (1935), 1936 90—92, *BiochZeit*, CCLXXXV, 1936 98—100 *Wheeler*, W Concerning the blood tissue of the insects *Psyche*, VI, 1892 216—220, 233—236, 253—259 *Widmark*, E Notiz ub den osmot Druck der Hamolymphe einiger Wasserkäfer, etc *ZeitAllgPhysiol*, X, 1910 431—435 *Wielowiejski*, H 1886 cm § 132 *Wigglesworth*, V (Fate of mammal blood cells in the body cavity of Cimex) *Nature*, CXXVII, 1931 307—308 (Haemocytes and oenocytes in Rhodnius) *QuartJourMicSci*, LXXXVI, 1933 269—318 The eff of salts on the anal gills of the mosquito larva *JourExpBiol*, X, 1933 1—15. The adaptation of mosquito larvae to salt water *Ibid* 27—37 Wound healing in an insect, Rhodnius, etc *Ibid*, XIV, 1937 364—381 The regulation of osm pressure and chloride concentration in the haemolymph of mosquito larvae *Ibid*, XV, 1938 235—247. *Williams*, T On the blood proper and chylous fluid of the invertebrated animals *ProcRoySocLondon*, VI, 1852 163—165

Yamafuji, K. (Ferments of the haemolymph). BullAgrChemSocJapan, IX 1933: 172; X, 1934: 15, 19, 57, 112, 116, 119. Yamafuji, K., Goto, S. und Tio N. Ueb. das Verh. der Blutkatalase bei der Seidenraupe, etc. BiochZeit, CCXCIII, 1937: 305—307. Yeager, J. Apparent nuclear-cytoplasmic transfer in some insect blood cells. AnnEntSocAmer, XXXII, 1939: 49—57. Yeager, J. and Knight, H. Microsc. obs. on blood coagulation, etc. Ibid, XXVI, 1933: 591—602. Yeager, J., Shull, F. and Farrar, M. On the coag. of blood from the cockroach *Periplaneta* etc. IowaStaCollJourSci, VI, 1932: 325. Yeager, J. and Tauber, O. Determ. of total blood volume in the cockroach, etc. AnnEntSocAmer, XXV, 1932: 315—327. On counting mitotically dividing cells in the blood of the cockroach *Periplaneta*, etc. Proc-SocExpBiolMed, XXX, 1933: 861—863.

Zernoff, V. L'immunité passive chez *Galleria*, etc. CRSocBiol, XCVII, 1927: 1697—1699. Sur la spécificité de l'immunité passive chez *Galleria*, etc. Ibid, XCVIII, 1927: 1500. Sur la nature de l'immunité passive chez les chenilles de *Galleria*, etc. Ibid, IC, 1928: 315—317. Essai de sérothérapie chez *Galleria*, etc. CRAcadSciParis, CLXXXVIII, 1929: 1321—1323. Les bactériolysines chez les insectes. AnnInstPasteur, XLVII, 1931: 565—571. Zieger, R. 1915 cm. § 57. Zopf, Zur Kennt. der Färbungsurs. nied. Organismen; Carotinbildung, etc. BeitrPhysiolMorphNiedOrgan, XII, 1892: 12. Zotta, G. CRSocBiol, LXXXIV, 1921: 928. Sur la transmission expér. du *Leptomonas*, etc. Ibid, LXXXV, 1921: 135—137. Zotta, G. et Jonescu, C. 1929 cm. § 132. Zotta, G. et Teodoresco, A. Formula leucocyt. de la chenille de *Galleria*, etc. CRSocBiol, CXIV, 1933: 314—316.

Глава VII

УСВОЕНИЕ ИЛИ АССИМИЛЯЦИЯ

Особенности усвоения у насекомых

§ 95. Вводные положения. — В организме происходит непрерывный за время его жизни ток атомов, входящий в него из внешней, неживой среды и выходящий из него во внешнюю среду; организм жив лишь пока этот ток продолжается, охватывая все его вещество. Процессы построения своего вещества из веществ окружающей среды — называются усвоением или, гораздо менее точно, ассимиляцией. Сложные процессы усвоения приводят к явлениям построения, развития и роста живого существа, объединяемым термином *анаболизм*. Питательные вещества, обработанные — *переваренные* — в кишечнике лишь как в некоторой внешней полости, вдвинутой внутрь тела, поступают после всасывания через стенку кишечника в действительную полость тела, а из нее внутрь его органов, тканей и веществ; они поступают в эти недра тела упрощенными, главным образом гидролизом, и прежде всего обезличенными, лишенными специфичности тех существ, из которых получены. Обратное превращение этих веществ в новые, специфические вещества организма-потребителя, их истинное усвоение им, представляет процесс анаболического синтеза; синтез этот является результатом многих реакций промежуточного обмена и, конечно, всегда сопровождается также и реакциями распада. Расход в различной мере и степени усвоенных веществ на производство многочисленных форм энергии, в своей сумме составляющих проявления жизни, сопровождается распадом сложных специфических веществ самого тела и его резервов и называется *диссимиляцией* — суммой процессов *катаболических*. Однако искать реальной границы между этими двумя процессами, которые в отвлечении мыслятся противоположными, было бы напрасно.

Степень усвоения веществ живым телом явно различна, и вещества, получаемые в результате усвоения, издавна и с полным к тому основанием делят на *пластические* вещества самого живого тела и *энергетические*, или *динамогенные*, не входящие в само существо тела, но идущие на получение разных форм энергии; при этом и те и другие могут идти или непосредственно и тотчас после усвоения на построение или энергетическое использование, или отлагаться в виде запасов — *резервов*. Высшая, пластическая ступень усвоения, веду-

шая к образованию стойких органических структур в виде тканей и органов, представляет собою истинное усвоение в узком смысле слова. Все избыточные элементы по биологической сущности инертных образований, вроде скелета и наружного покрова, представляют собою б и о д е р и в а т ы — продукты обмена, не отделившиеся от организма и приобретшие особое, механическое или биологическое назначение. Степени усвоения и в особенности факт существования резервов указывают на существование сложной регуляции ассимиляционных процессов, контролирующей сроки построения и расходования. Не лишне добавить, что приведенные деление и категоризация живых веществ тела могут и должны быть приняты лишь в общих, грубых очертаниях, не имеют реальных, химических между собою границ и служат лишь красками в общей картине обмена и для удобства изложения.

Сведения по общему обмену у насекомых не богаты ни материалом, ни обобщениями; и особенно по вопросам о построении веществ тела и об источниках этого построения опытных данных недостаточно. Основные особенности процессов усвоения и их своеобразие у насекомых установить нелегко. Насекомое, как и всякое другое животное, должно получить для жизни его органов соответствующее количество углерода, азота, фосфора, серы и других элементов, обязательно или специально входящих в состав его живой системы; и до сих пор нет оснований думать, чтобы требования насекомого к усвояемому материалу были существенно иными или хотя бы упрощенными по сравнению с требованиями, например, позвоночных.

Однако первое и давнее общее наблюдение над насекомыми состоит в том, что как общий обмен веществ, так и процессы усвоения у них должно признать весьма интенсивными; напряжение обмена обуславливается малой величиной, следовательно большой относительной поверхностью тела, сложной и дифференцированной внутренней организацией и, вследствие этой последней, высокой активностью.

Второй замечательной для насекомых чертой является тот факт, что в подавляющем большинстве случаев фазы общего обмена у них резко распределяются во времени и обмен построения в значительной мере отделен от обмена потребления: первый приурочен к фазе личиночной, второй — к имагинальной, причем фаза куколочная занимает период переустройства одного обмена на другой и часто представляет время относительного покоя. У общественных насекомых это отделение одной стадии обмена от другой переходит даже на разных особей одного вида: половые особи охвачены преимущественно обменом построения, бесполое — обменом потребления, причем эффект последнего используется особями половыми. Эта фазность обмена и, в частности, усвоения во времени при сравнительно коротких сроках каждой фазы, то есть при быстроте жизненного цикла, приводит к тому, что изложение процессов анаболизма и катаболизма приходится неотрывно связывать с описанием явлений развития и метаморфоза и делать на эти последние главы постоянные соответствующие ссылки; в этом обстоятельстве про-

является, как впрочем и всюду при физиологическом описании, искусственность деления изложения на главы или на системы функций и органов.

§ 96. Ферменты процессов усвоения. — Непосредственными агентами всех процессов обмена, в том числе и ассимиляции, являются ферментные системы, специфические по объекту воздействия и поэтому весьма многочисленные. Ферменты надо считать катализаторами всех химических процессов в организме, и не только распада, но и синтеза; деятельность их координирована: продукт деятельности одного фермента является материалом для работы другого; общие взаимоотношения между работой ферментов можно представить следующим образом (Бах): полисахариды при действии карбогидраз доходят до моносахаридов и далее до кето- и оксикислот; глицериды расщепляются на жирные кислоты и затем также до оксикислот; белки расщепляются протеазами до аминокислот, от которых дезамидазы отторгают аммиак и переводят их в оксикислоты; эти последние при действии оксидаз и редуктаз распадаются на углекислоту и воду. Пищеварительные гидролитические процессы представляют лишь начальные стадии обмена, которые продолжаются и развиваются затем во всех областях тела. Поэтому в сложнейших и переплетающихся между собой реакциях обмена должны участвовать и гидролитические ферменты — эстеразы, карбогидразы, протеазы и дезамидазы — с расщепляющим и синтезирующим действием и десмолитические — зимазы, гликолазы, декарбоксилазы, и окислительно-восстановительные — оксидазы, пероксидазы, каталазы, тирозиназы, допаоксидазы и другие. Накопление продуктов деятельности ферментов тормозит работу последних: по достижении равновесия наступает обратное их действие — синтез исходного вещества из продуктов распада: ферментативные реакции обратимы (§ 16); синтетические проявления ферментных действий представляют собою реверсии или ретроградации и обуславливаются состоянием равновесия ферментных реакций. Смерть характеризуется нарушением этих координаций.

Особое метаболическое значение приписывается обыкновенно ферментам клеточным или тканевым, добываемым из тканей и жидкостей вне кишечника и не имеющим гидролитического, пищеварительного значения. Но отделять функционально и локализовать в определенных местах и органах тела ферменты, обуславливающие общий и в том числе промежуточный обмен, невозможно и едва ли нужно: деятельность ферментов гидролитических, окислительных, дезаминирующих и других, несомненно, связана в одно общее целое и автокоординирована в последовательности.

При внимательном рассмотрении действия ферментов в живой клетке приходят к следующим выводам: основной регуляции ферментных процессов является гетерогенность цитоплазмы, под действием этой гетерогенности ферменты могут переходить из растворенного состояния в адсорбированное и при этом даже терять активность, приходя в пространственное разобщение с субстратом; малое количество воды в растворе способствует синтетическому процессу, большое — гидролитическому, поэтому в клетках должны существовать физиологически-сухие точки, на которых и происходит синтез, дегидратация способствует синтетическим реакциям, и фермент приобретает синтезирующее действие в адсорбированном состоянии, следовательно, гетерогенность струк-

туры цитоплазмы есть регулятор гидролизующего и синтезирующего действия; центрами синтетических процессов являются митохондрии с их безводной средой, на которых адсорбируются ферменты; на них происходит избирательная адсорбция, и ферменты, будучи адсорбированы, приобретают способность к синтезу, в то время как в гомогенном растворе те же ферменты производят гидролитические действия; можно заключить, что фермент растворяется в клетке между адсорбирующими его телами и между гомогенным или микрогетерогенным раствором; синтезирующее его действие осуществляется на структурных образованиях и в адсорбированном состоянии, гидролизующее — в гомогенных растворах; направленность действия обусловлена количественным соотношением фермента адсорбированного и фермента в растворе, а также количеством энергии, нужной для данного синтеза; при неизменности физико-химических и энергетических условий в клетке конечные продукты количественно распределяются соответственно синтезирующему и гидролизующему действиям; при изменении этих условий наступает перераспределение ферментов между адсорбирующими поверхностями и раствором, а вместе с ним изменяются и результаты: равновесие между синтетическим и литическим действиями нарушается (Курсанов).

Вопросы о тканевых ферментах у насекомых поставлены только в последнее время: начато изучение динамики протеаз во всех стадиях развития тутового шелкопряда (Демяновский и Рождественская) и выяснение степени их активности (Арсеньев и Бромлей). В его гемолимфе указано присутствие дезамидазы (Shinoda). Гликогеназа обнаружена вообще у гусениц (Dirks), у домашней мухи, майского жука, куколок соснового шелкопряда (Kobert), у гусениц и имаго тутового (Straus). Из мальпигиевых сосудов *Gnaptor* извлечена альдегидаза, переводящая салициловый альдегид в салициловую кислоту (Gorka); из куколок муравьев получен фермент *формизим*, дающий муравьиную кислоту из гликогена, глюкозы, амилодекстрина, мальтозы и сахарозы (Kobert). Оксидазы отмечены: в кишечном соке *Tenebrio molitor* (Biedermann; § 39), в гемолимфе тутового шелкопряда (Kawase, Suda и Saito), *Gastrophilus equi* (Kemnitz; § 119); оксидаза и пероксидаза в тканях гусениц (Straus); пероксидаза в мальпигиевых сосудах *Gnaptor* (Gorka). Тирозиназа приводится для: гемолимфы насекомых вообще при меланозе (Fuerth и Schneider; §§ 79 и 80), пищеварительного сока *Dytiscus* (Portier) и *Tenebrio* (Biedermann). Каталаза отмечена у многих насекомых (Zieger), в частности у *Carpocapsa pomonella* (Srooper), в пищеварительном тракте пчелы (Павловский и Зарин, Зарин, Brown), у майских жуков и домашней мухи (Kobert); достойно внимания, что каталаза не обнаружена у пчел после их стерилизации и что большое ее количество продуцируется аэробными бактериями кишечника пчелы (Brown). В гусеницах и куколках тутового шелкопряда указано присутствие кетональдегидмутаза, причем отмечена ее более низкая стабильность у куколок (Смолин). Указывают, что после прибавления к пище шелкопряда гликоколла или глюкозы повышается активность протео- и амилолитических ферментов гемолимфы (Matsumata и Oka, Поярков).

Из других неспецифических биологических катализаторов очень широкое значение при общем обмене, а особенно при дыхании, имеет глотатин, синтезирующийся всюду в клетках и непрерывно изменяющийся при оксидоредукционных процессах. В ходе углеводного обмена он вообще усиливает сахаридный метаболизм и, в частности, активирует глиоксалазу при

превращении метилглиоксалия в молочную кислоту; деятельность тканевых протеолитических ферментов также стоит в зависимости от его присутствия; в частности, из протеиназ он активирует катепсин (§ 21); вообще присутствие его HS-derivata ускоряет протеолиз, а SS-derivata замедляет этот последний и ускоряет разложение перекиси водорода. Подсчет содержания глутатиона у всех фаз тутового шелкопряда (Демяновский и Арсеньев) и некоторых других насекомых (Fink) приведен в главе о ферментном дыхании.

§ 97. Количество пищи. — Количественная сторона ассимиляционных процессов, равно как и их скорость определяются количеством пищи и степенью ее использования; это количество у насекомых до крайности разнообразно: одни формы, особенно гусеницы, прожорливы настолько, что почти не прерывают еды за все время своего развития; другие, как, например, бабочки, довольствуются почти невесомыми количествами нектара. Прожорливость насекомого зависит прежде всего от усваивающих способностей организма. Данных по исчислению количества принимаемой насекомыми пищи — по их прожорливости — немного.

Азиатская саранча съедает за сутки количество пищи в среднем в два раза большее собственного веса (Haensch); точнее, первая и вторая личиночные фазы — собственный вес, четвертая и пятая — двойной или в два с половиной раза больший (Лебедев). Мароккская кобылка съедает пищи за сутки в среднем в размере своего веса (Bauer). *Stenobothrus morio* съедает за всю жизнь 2 г, то есть лишь в 7 раз больше собственного веса (Валова, Рубцов), а в день 0.1 веса (Рубцов); для той же кобылки при разных условиях среды и развития приводятся следующие средние числа, в квадратных миллиметрах съеденной листовой поверхности: для первой фазы 457, второй 878, третьей 1622, четвертой 2508 и для имаго 7883, всего за всю жизнь 13500 (Валова). Другие мелкие кобылки съедают за сутки приведенные в табл. 16 количества пищи (Рубцов).

Таблица 16

	За сутки, в мг	На вес на- секомого, в мг	На грамм веса насеко- мого, в г	За всю жизнь, в г
<i>Chorthippus apricarius</i>	74±7.3	138	0.54	3.320
<i>Ch. albomarginatus</i>	64±5.5	143	0.45	3.007
<i>Gomphoceris sibiricus</i>	98±2.3	130	0.32	—
<i>G. variegatus</i>	36±6.6	114	0.31	—
<i>Stenobothrus n. gromaculatus</i> . . .	10±3.0	123	0.08	—

Таким образом, два первых вида съедают в среднем в 20 раз больше своего веса в имагинальной фазе; вообще же вес пищи находится в прямой зависимости от веса потребителя (Рубцов).

Палочник *Dixippus morosus* в разные стадии съедает за сутки следующие максимальные количества пищи, в миллиграммах: в стадии первой 4.0—4.6, во второй 5.0—5.2, в третьей 7.4—8.1, в четвертой 10.9—14.3, в пятой

27.1—41.7, в шестой 55.0—56.3, имаго до откладки яиц съедает 72.7—109.4 и после откладки до смерти 160.9—192.6; выраженный в процентах веса тела суточный прием пищи дает следующие числа: в стадии первой 27.7—29.0, второй 19.2—19.93, третьей 15.5—17.5, четвертой 15.3—17.6, пятой 14.6, шестой 11.5, у имаго 10.4 и у него же при откладке яиц 9.7; наконец, отношение веса тела к весу пищи выражается в следующих числах: в возрасте 50 дней 1 : 4.6, в возрасте 100 дней 1 : 4.6, 150 дней 1 : 4.0, 200 дней 1 : 4.9, 250 дней 1 : 6.0, 300 дней 1 : 7.8, перед смертью 1 : 8.5; таким образом, абсолютное потребление пищи растет с возрастом; максимально количество пищи достигает 22.8 г, на прирост 1 мг тела требуется на 150-й день жизни 4 мг и в конце жизни 8.5 мг пищи; суточное количество пищи достигает в первой стадии 29% веса тела, у имаго 10.4% его; за все время жизни максимально потребляемое количество пищи в 18.6 раза превышает вес тела; изо всех этих чисел вытекает, что в молодости палочник ест относительно больше, может быть оттого, что у молодых насекомых кишечник относительно объемистее; отношение веса пищи к максимальному весу тела дает 1 : 18, к весу же тела тотчас после смерти 1 : 30 до : 39 (Titschack).

Данные для гусениц тутового шелкопряда разноречивы; по одним, гусеница в 4.4 г потребляет пищи 12.5 г, то есть в 2.8 раза больше собственного веса (Luciani); по другим, гусеница в 3.2 г съедает 22.57 г, то есть в 7 раз больше своего веса (Haberlandt). Прожорливость их связана с полом: сотня мужских гусениц пятой фазы съедает свежего листа 986.33, женских 1182.20 г, при 1.48 г листа на сотню тех и других в первой фазе (Hiratsuka). Отношение веса 100 гусениц шелкопряда к весу переваренной пищи, среднем из трех рас, выражается приведенными в табл. 17 числами, в граммах (Hiratsuka).

Таблица 17

Фаза	Число дней и часов в фазе	Вес в конце стадии	Сухой вес съеденной пищи	Вес экскрементов	Вес переваренной пищи	Вес переваренной пищи на 100 г пищи
1-я . . .	6 д. и 1 ч.	0.52	0.30	0.15	0.15	50.25
2-я . . .	5 д. и 3 ч.	2.67	1.32	0.59	0.72	54.73
3-я . . .	5 д. и 6 ч.	12.78	6.53	3.69	2.80	42.91
4-я . . .	7 д. и 1 ч.	56.86	29.47	18.96	10.50	34.60
5-я . . .	7 д. и 10 ч.	256.64	190.36	129.41	60.27	31.78
Всего .	30 д. и 21 ч.	—	227.99	153.53	74.46	32.74

Для «нормальных» приемов пищи у гусениц соснового шелкопряда приведены следующие числа: за всю жизнь гусеница съедает 815 целых и 14 половинок (Ratzburg) или 760 целых сосновых иголок (Eckstein), по весу 0.3 г в день (Eckstein, Лебедев) и 35 г за всю жизнь (Eckstein); более детально: гусеница до зимовки за 46—54 дня съедает в среднем, в граммах, 0.4134, с приростом тела в 0.0514; после зимовки гусеница самца потреб-

ляет в среднем 15—17, самки 20—25, с переводом на число игол 760; отношение веса поглощенной пищи к весу экскрементов дает от 2.88 до 3.44; отношение общего веса съеденной пищи к средней прибавке веса дает до зимовки около 8, а до и после зимовки — в среднем 7.7 (Лебедев и Савенков); это последнее отношение названо *пищевым коэффициентом*; последний, конечно, изменяется от влияний среды и возраста (Goesswald). У непарного шелкопряда количество съедаемой пищи при учете экскрементов дает между ее весом и весом куколки отношение, принятое за *коэффициент питания и ассимиляции* (§ 102); при сильном половом диморфизме этого вида количество пищи для развития самки, 9.165 г, вдвое больше, чем для самца — 4.214 г (Тарануха). Гусеница лугового мотылька за время своей жизни съедает свекольного листа, в граммах, в первом поколении 0.586, во втором от 0.611 до 0.679, в третьем от 0.437 до 0.713, в общем и среднем 0.599 (Линдеман) или 0.534 (Кораб и Залкинд); последнее число соответствует 22.26 кв.см пластинки листа. Гусеница моли *Tineola biselliella* потребляет пищи — шерсти — за всю жизнь следующие количества, в миллиграммах: самец 10.4—30.2, причем выделяет экскрементов 6.1—13.7; самка 14.1—44.2, причем выделяет 8.0—27.2; среднее отношение веса пищи к весу экскрементов равно 1.5—1.8; потребление за сутки дает для самца — 0.09—0.26 пищи и 0.052—0.159 экскрементов, для самки — 0.10—0.53 пищи и 0.060—0.293 экскрементов; вес съеденной за всю жизнь пищи превосходит вес тела бабочки у самца в 4.6—8.8 раза и у самки в 4.2—13.0 раз (Titschack).

Домашняя пчела рабочая, в состоянии покоя, съедает в сутки 20 мг меда, то есть около четверти или пятой части веса тела; трутень от 104 до 125 мг, то есть половину своего веса; в тысяче ячеек с личинками пчелы за время их развития в течение 5—6 дней потребляется 100 г меда, 50 г пыльцы и 33 г воды; отсюда на одну личинку за сутки приходится 0.037 г пищи (Цесельский). О количестве пищи пчелиных личинок можно судить также по следующим данным: при прочих равных условиях 100 маточных ячеек содержат сухого вещества, в граммах, 3.6028, то же число трутневых ячеек 0.2612 и ячеек рабочих 0.0474 (Planta). Потребление пчелами меда за зимние месяцы с октября по март равно около 5—7 кг на семью из 15 до 20 тысяч пчел (Reidenbach, Zander); потребление пыльцы также велико, но только летом и в период роста и развития, как пищи, богатой азотом; в летний день средняя семья из 15 до 20 тысяч пчел собирает до 0.75 л пыльцы (Berlepsch); это громадное потребление объясняют неперевариваемостью оболочки пыльцы (Petersen). Между прочим, вопрос о количестве меда, съедаемого пчелой за 5 или 6 месяцев зимнего бездействия и без опорожнения кишечника, предложено решать помощью подмеси к меду 0.05%-го кислого фосфата калия и затем определения его по фосфору; искомое количество, вероятно, равно 2 г на пчелу (Резниченко).¹

¹ Объем зоба пчелы в среднем равен от 0.05 до 0.075 куб. см, что можно вычислить по объему выпиваемого ею 50%-го раствора тростникового сахара (Huesing).

У некоторых крупных кровососов-клопов разовый прием пищи в несколько раз больше веса тела при очень длинном периоде голодания; в приемах крови наблюдается некий ритм (Hase); вообще у кровососов при постоянном изобилии пищи возможны частые ее приемы малыми порциями; при случайности же добычи приемы становятся редкими, но зато количества при каждом приеме очень велики; самка *Anopheles* высасывает за раз крови несколько больше собственного веса (Беклемишев, Долматова, Fuellerborn), *Glossina* после приема пищи весит в 2,5 раза больше, чем до него (Lester и Lloyd), *Aedes* поглощают крови больше веса их тела (Stage и Yates). Самец постельного клопа за один прием насасывает крови 46% собственного веса, самка — 119; отношение объема насосанной крови к весу тела падает с возрастом; за всю жизнь самец поглощает крови 66 463, самка 273.808 мг, на приемы пищи у самца идет 0.001 имагинального времени, у самки 0 00167, время приема больше у старших фаз и зависит от срока голодания, наибольшее количество заглатываемой крови происходит у самца перед пятой линькой, а у самки — за время имагинальной стадии (Titschack), от переполнения кишечника у клопа часто лопаются, и содержимое его фагоцитируется в гемолимфе, после чего насекомое нередко оправляется (Kemper). Взрослый клоп *Rhodnius prolixus* весом в 50—80 мг насасывает в один прием крови около 140—180 мг, то есть примерно в 3 раза больше собственного веса; личинки же засасывают количество крови, в 6—12 раз превышающее вес их тела, что обусловлено большей, чем у взрослых, растяжимостью их хитиновых покровов. (Wigglesworth)

Четвертая фаза личинки *Anopheles maculipennis* фильтрует за сутки около 100 куб. см воды (Шипицына). Личинка *Calliphora vomitoria* за один-два дня поглощает мяса до 60% собственного веса (Weinland). Бабочка «мертвая голова» *Acherontia atropos* заглатывает меда за раз 1,3 г (Kleine) или 2,7 г на 2,823 г собственного веса, то есть в один прием до 96% веса тела (Titschack).

Естественно предположение о существовании закономерной зависимости между весом тела потребителя и весом съедаемой им за данное время и при данном весе тела пищи, эта зависимость лишь намечена для тутового шелкопряда (Keilner); более обширные наблюдения сделаны над жуками *Bothynoderes*, *Tanymecus*, *Gastroidea* и особенно над гусеницами лугового мотылька, капустной совки и совки-гаммы эти наблюдения дали вывод, что количество потребляемой за сутки пищи $x = R \sqrt{n}$, где n — средний вес насекомого, взятый как среднее арифметическое из веса в начале и в конце суток, а R — некоторый коэффициент для гусениц среднего возраста мотылька, гаммы и капустной совки, равный 16. Величина R увеличивается с возрастом, стадией гусеницы; ее нарастание выражается прогрессией с множителем 2, наиболее типично в виде ряда 2, 4, 8, 16 и 32. Зависимость количества потребляемой пищи от температурных условий и возраста гусениц лугового мотылька, в конечном итоге, может быть выражена равенством $x_{st} = 0,002 (t - 10,5) \cdot 4^{s-1}$, где s — порядковое число стадии гусеницы, t — наблюдаемая температура в гра-

дусах, 10.5 — биологический нуль температуры, то есть температурный минимум активной жизни лугового мотылька. Все эти зависимости дают материал для изучения процессов усвоения и роста.

Что касается зависимостей нормального рациона от условий внешней среды, то в первую очередь количество поедаемой пищи резко зависит от вида растения, например у лугового мотылька оно достигает наибольшей величины на лебеде и оно несравненно меньше на клевере (Данилевский). Далее вообще высказывается утверждение, что количество вводимой в тело пищи зависит от температуры, пытаясь ее поднятием и будучи более постоянным в пределах от 27 до 37°; следовательно оно увеличивается с уменьшением сроков развития (Parker). Фактические отношения далеко не таковы, и, например, общее количество поглощенной пищи гусеницей *Tineola* тем больше, чем ниже температура и, следовательно, чем длиннее период развития (Titschack). Для лугового мотылька зависимость «прожорливости» от температуры дана в следующих числах: во втором поколении гусеница его съедает за свое существование, в граммах, при 16.5° 0.611, при 21° 0.650, при 27° 0.648 и при 28.5° 0.679; в третьем поколении: при 16° 0.548, при 23° 0.713 и при 28.5° 0.437; в среднем для обоих поколений 0.599 г (Линдеман).

Построительный обмен у гусеницы *Deilephila euphorbiae* имеет биологический нуль около 18° и быстро растет с повышением температуры; обмен поддержания равновесия имеет биологический нуль около 0° и с температурой поднимается лишь медленно, причем, в противность к первому, его величина зависит не только от температуры, но и от веса тела; при помощи формул, выведенных из среднего веса и его прироста, можно вычислить вес пищи, потребленной за время наблюдения; подъем обмена построения имеет свою границу в виде максимума процесса кишечного всасывания при 30°; обмен построения повышается с температурой, но падает с нарастанием веса тела и с предельным максимальным всасыванием; наименьшее потребление пищи было бы мыслимо при кормлении на высокой температуре и при последующем пищеварении и всасывании на холоду (Heller). При перенесении гусениц *Agrotis* лишь на несколько часов в более высокую температуру обмен усиливается на срок в два-три дня, но затем возвращается к норме; температура действует при этом, следовательно, лишь как раздражитель (Cook).

Из других влияний отмечено лишь действие света; так, в опытах над гусеницами *Arctia caja* чрезвычайное повышение аппетита, ведущее к поглощению почти вдвое большей против нормы массы пищи, вызывается монохроматическим фиолетовым освещением; но это усиленное потребление не ведет к какому-либо отклонению от нормы у имагинальной фазы получающихся из подвергнутых такому опыту гусениц, только метаморфоз оказывается значительно, именно на две недели, ускоренным (Schoch). Подобное же усиление аппетита гусениц *Vanessa urticae* вызывается и чрезмерным прямым солнечным освещением и нагреванием (Venus).

§ 98. Голодание. — Недостаточность в нормальном пищевом рационе того или иного вещества в том или ином количестве вызывает явление голодания. Полное голодание наступает при совершенной изоляции животного от пищи и воды; частичное может быть или качественным — специфическим углеводным, белковым, жировым, солевым, водным — или же количественным — недостаточным при большем или меньшем соблюдении нормальных отношений между ингредиентами рациона; и полное и частичное голодание может быть нормальным или

временным, чередующимся, наступающим периодически либо ритмически. Все эти формы голодания — нормального или вынужденного условиями среды — в изобилии наблюдаются в жизни насекомых; некоторые подвергнуты и экспериментальному обследованию; однако большинство сведений представляет лишь необработанный наблюдательный материал.

Полное, конечно временное голодание — а ф а г и я — широко распространено среди насекомых и охватывает прежде всего так называемые «п о к о я щ и е с я», неактивные фазы; так, к категории абсолютно голодающих фаз относятся все куколочные фазы *Holometabola*, именно и характеризующиеся отсутствием приема пищи. Затем абсолютное голодание нормально присуще весьма многочисленным половозрелым формам с редуцированными или атрофированными органами приема пищи и пищеварения и вообще за весь период имагинальной жизни никакой пищи не принимающим; таковы многие чешуекрылые, которые с момента окукливания гусеницы до смерти имаго живут в условиях полного голодания. Имагинальная афагия, распространенная довольно широко, является как бы естественным результатом дегенерации частей кишечника (§ 14). Однако иногда этой атрофии или вторичной морфологической дегенерации нет, и тем не менее имаго не принимает пищи; так, например, в своей нормальной жизни самка навозника *Copris hispanus* во все время своего ухода за личинками в течение 4—5 месяцев совершенно не принимает пищи, несмотря на свою сравнительно большую деятельность и наличие пищи (Fabre). Молодые матки муравьев, занятые строительством новых колоний, не принимают пищи в течение 9 месяцев; не принимает пищи вовсе и хлебный жук, который, очевидно, живет за счет веществ тела и теряет через 30 дней после выхода из куколки три четверти веса своего сухого вещества (Janisch). Как перечисленные, так и другие факты такой с п о н т а н н о й афагии не привлекли еще к себе должного внимания. В условиях опыта отмечено значительное число наблюдений над сроками переносимого полного голодания; главнейшие из них приведены в табл. 18.

Из этих данных ясно только то, что сроки выносливости к полному голоданию характеризуют функции всего метаболизма и прежде всего его специфическую степень напряженности, которая является минимальной в виде кратковременности при наибольшей выносливости. Однако своеобразно наблюдение, что сроки выносимого полного голодания у таких близких форм, как дикая *Drosophila melanogaster* и ее мутант *vestigial-winged*, одинаковы, несмотря на то, что нормальная длительность жизни у первой формы втрое длиннее, чем у второй (Maluf).

Способность к перенесению абсолютного голодания весьма различна и зависит, конечно, от очень многих условий, внешних и внутренних: из внешних — в первую очередь от температуры и влажности среды, из внутренних — от состава тела и пищи, скоростей пищеварения и усвоения и от общей активности организма (Jordan). Зависимость от температуры указана для *Calandra granaria*: эти жуки выносят полное голодание в течение 9 дней при 32°, 20 — при 24°, 28 — при 20°, 34 — при 18°, 40 — при 16°, 60 — при 13° и 73 — при 8° (Лебедев). Повышение температуры понижает

Таблица 18

Насекомое	Срок выноσιμο-го полного голодания	Темпера-тура	Наблюдатель
<i>Hypogastrura</i>	39 дней	—	Strebel
<i>Melanoptus differentialis</i>	2 дня	22—25°	Bodine
<i>Chorthophila viridifasciata</i> , зимующая личинка	7 дней	23°	Bodine
<i>Dixippus morosus</i> , имаго	30 дней	—	Titschack
Он же, личинка	Не более 8 дней	—	Titschack
<i>Gryllus campestris</i>	10 дней	—	Graber
<i>Periplaneta orientalis</i>	20—60 дней	Комн.	Sanford
Термиты, рабочие и солдаты	Более 8 дней	—	Grassi и Sandias
<i>Trialeurodes vaporariorum</i>	42 дня	22°	Veber
<i>Cimex lectularius</i>	Год и больше	—	Dufour
<i>Cimex lectularius</i>	6 месяцев	—	Taschenberg
Он же, самка	259 дней	—	Girault
Он же, первая фаза	70 дней	22°	Kemper
Он же, фазы вторая и третья	112 дней	22°	Kemper
Он же, молодой взрослый	140 дней	22°	Kemper
<i>Libellula cancellata</i>	3 дня	Комн.	Словцов
<i>Myrmeleon</i> , личинка	6 месяцев	—	Dufour
<i>Carabus morbillosus</i>	23 дня	—	Fatta и Mundula
<i>Metolortha vulgaris</i>	21—28 дней	Комн.	Словцов
Он же, большинство	6 дней	Комн.	Словцов
<i>Phyllopertha horticola</i>	6 дней	Комн.	Словцов
<i>Geotrupes stercorarius</i>	8 дней	Комн.	Словцов
<i>Cetonia aurata</i>	30 дней	Комн.	Lucas
<i>Trogoderma tarsale</i> , личинка	4—5 лет	—	Marshall
Она же, личинка в 8 мм.	2190 дней	—	WodseCalek
<i>Tenebrio molitor</i> , личинка	240 дней	27°	Pruthi
Он же, личинка	30 дней	—	Buxton
Он же, взрослый ¹	30 дней	Комн.	Teissier
<i>Calandra granaria</i>	3 дня	—	Lucas
Она же	От 9 до 73 дней	От 8 до 32°	Лебедев
<i>Bombus mori</i> бабочка	3 дня	Комн.	Lucas
Он же, гусеница	8 дней	Комн.	Kellogg и Bell
Он же, новорожденная гусеница	До месяца	1—5°	Алпатов
<i>Deilephila ephorbiae</i>	12 дней	Комн.	Farkas, Heller
<i>Tineola biselliella</i> , взрослая гусеница	35 дней	Комн.	Titschack
<i>Formica fusca</i>	2 дня	Комн.	Lucas
<i>Apis mellifera</i>	5 дней	Комн.	Lucas
Она же, трутень	3 дня	—	Schnefeld
Она же, рабочая	5—6 часов	—	Weiss
<i>Bombus terrestris</i>	1.5 дня	Комн.	Словцов
<i>Polistes gallicus</i>	150 часов	—	Weiss
<i>Eristalis</i>	40—50 часов	—	Weiss
<i>Musca domestica</i>	1.3 дня	—	Винокуров
Она же	2 дня	—	Glaser
<i>Drosophila melanogaster</i>	2 дня	25°	Pearl и Parker-Barrows
Она же	2 дня	25°	Lutz

выносливость к голоданию у постельного клопа (Kemper). Обратное, есть указание, что при таком же полном голодании до смерти у личинок *Tenebrio* потеря веса тела не зависит от температуры (Teissier).

Зависимость продолжительности абсолютного голодания от влажности среды, именно удлинение срока голодания вместе с повышением влажности,

¹ Самка выносит голодание в среднем 49.29, а самец 38.55 суток; большая выносливость самок связана с большим количеством резервных веществ (Teissier).

иллюстрируется табл. 19 на опыте с саранчой *Schistocerca* (Bodenheimer); подобная же связь при голодании с влажностью среды отмечена на жуках *Pimelia* и *Zophosis* (Bodenheimer).

Таблица 19

Влажность, в %	Фаза 2-я	Фаза 3-я	Фаза 4-я	Имаго	Среднее
0	4.4	4.1	1.0	2.0	2.9
20	1.0	2.7	1.8	3.0	2.1
40	3.0	5.3	1.5	3.0	3.2
60	3.4	5.5	3.0	4.8	3.9
80	1.5	6.1	2.5	3.0	3.4
100	3.5	4.7	3.0	5.8	4.5

Из случайных наблюдений интересно подмеченное при абсолютном голодании жужелицы *Carabus morbillosus* падение веса, которое оказалось большим у особей, содержащихся в темноте, чем у особей в рассеянном свете, причем жуки, бывшие в темноте, не производили почти никаких движений (Fatta и Mundula).

§ 99. Частичное голодание. Ч а с т и ч н о е голодание в виде количественного недоедания в природе и в опытах приводит из внешних проявлений прежде всего к нарушению сроков развития, которое обычно лишь констатируется. У мухи-цеце *Glossina palpalis* через два дня после приема крови кишечник уже пуст, а жировое тело достигает максимального развития; но затем оно опять убывает, а муха становится голодна; получается как бы правильный «цикл голодовок» (Mellanby). В естественной обстановке для многих форм позволительно предполагать наличие хронического частичного голодания; так, жизнь пожирающих сухую древесину личинок в зависимости от неблагоприятных условий питания растягивается иногда до невероятных сроков; приводятся случаи, когда усач *Monohamus confusus* вылетел из деревянной мебели через 15 лет, другой вид через 28 лет после ее изготовления; для подобного же случая приводятся даже 45 лет (Packard); более новые наблюдения показывают, что такое удлинение падает на рост личинки, которая все время продолжает есть, но извлекает ничтожное количество питательного материала из пересохшей древесины (Watson, Waterhouse). Личинки *Trogoderma tarsale*, питающиеся сухими кожей и костями, могут голодать очень долго, подвергаясь при этом линькам и уменьшаясь в весе; взрослая личинка выдерживает до пяти лет голодания, доходя в результате до величины новорожденной из яйца; с одной личинкой такое голодание и новое откармливание было произведено четыре раза (Wodsedalek). У личинок черного таракана прерывистое кормление с днями голодания вызывает замедление развития, пропорциональное длительности периода голодания; вслед за периодом ежедневного кормления развитие идет, наоборот, ускоренно, так что в среднем имагинальное состояние достигается одновременно с контролем, даже если вес подопытных тараканов достигал к концу голодания едва половины веса контрольных насекомых (Wilkus).

Ритмическое голодание, через день, гусениц *Orgyia antiqua* удлиняет их жизнь до пяти раз против нормы, причем их индивидуальная разница в этом отношении очень велика (Парфентьев). Вообще гусеницы чешуекрылых, голодающие с перерывами, запаздывают с окуклением (Pictet, Шишкин, Серебряников, Seitz, Standfuss); но у тутового шелкопряда лишение пищи после восьмого дня последней фазы не изменяет срока окукления; если же прервать питание между пятым и восьмым днями, то наступает преждевременное окукление и продолжительность пятой фазы снижается до семи дней; голодание более раннее губит гусеницу (Kellogg и Bell).

На этом же насекомом исследовано влияние голодания во всех пяти личиночных фазах, вызывающее различные по степени потери в весе и различия в сроках наступления и длительности личиночных процессов сравнительно с нормами; разные расы шелкопряда выдерживают голодание различно; особенно оно отзывается на продукции шелка; различия проявляются в весе куколок и бабочек, в продолжительности жизни, в числе откладываемых яиц; но оно совершенно не отзывается на числовом отношении между полами (Balli). У *Arctia caja* и непарного шелкопряда перемежающееся голодание задерживает рост, абсолютное, в конце гусеничной стадии — ускоряет метаморфоз; при этом большая влажность обуславливает меньшую потерю веса; перемежающееся же голодание в этом периоде вызывает большую смертность, чем при голодании абсолютном (Hofmann).

О положительном влиянии перерывов в питании гусениц на их дальнейший рост приводят данные опытов с непарным шелкопрядом; в дни голодания вес падает, но в следующие за ними дни периодического кормления процент прироста веса выше нормы и пропорционален длительности голодания; к концу гусеничной стадии «голодавшие» гусеницы могут оказаться тяжелее контрольных, причем мужские не настолько, как женские; стадия гусеницы от голодания в общем удлиняется, но приобретенный излишек веса является вовсе не результатом этого удлинения; однако дальнейшие процессы метаморфоза не дают достаточных указаний на то, чтобы такой «голодный режим» оказывал общее положительное влияние на рост (Корец). Тот же обратный эффект, то есть ускорение метаморфоза, получается при полном голодании личинок мух (Ежилов), хотя иногда часть таких личинок обнаруживает значительное запаздывание окукления (Křiženecky). Гусеницы лугового мотылька переносят сильное систематическое голодание; чем короче ежедневный прием пищи, тем сильнее влияние голодания; тем не менее гусеницы, евшие ежедневно всего лишь два часа, дают жизнеспособных бабочек; длина каждой стадии зависит от времени голодания в стадии предыдущей; реакции фаз разных стадий на равные сроки голодания различны; при влиянии голодания на продолжительность развития имеет значение состав пищи; все факторы при голодании влияют на вес куколки; количество экскрементов гусеницы и вес куколки не стоят между собой в прямой зависимости (Скобло). Имаго *Drosophila* при неограниченном количестве питьевой воды легко выдерживают регулярные перерывы кормления длительностью от 6 до 24 часов и ведут себя, как нормальные (Корец). При

недостаточном или временном кормлении личинок *Calliphora* можно получать из них карликовых мух в течение нескольких поколений без увеличения смертности в культурах; при возобновлении полного питания рост возвращается к норме (Cousin).

Все приведенные примеры указывают, что связь недостаточного питания или голодания с продолжительностью как всей жизни, так и разных ее периодов разнообразна, сложна и, очевидно, связана с разными формами регуляции всего обмена. На наличие регуляции со стороны высших центров нервной системы указывают, между прочим, факты, когда насекомое при недостатке пищи как-будто может умерить аппетит и «приспособить» его, согласно целям метаморфоза, к находящемуся в распоряжении количеству пищи; так, яйцо *Diochys*, снесенное в ячейку *Osmia* с ее малым запасом пищи, тем не менее развивается в личинку и взрослое насекомое как бы нормально, но только это последнее оказывается величиной лишь в половину нормального экземпляра; эти карлики бывают обоих полов (Sharp); к этой же категории «адаптации» относятся случаи, когда, например, взрослый хлопковый долгоносик получается очень мелким из мелких семян (Hunter и Pierce); бобовый долгоносик может получиться в 12 раз меньше нормы, если его личинке предложена только часть боба (Chapman); *Dasytutilla bioculata* дает крупных имаго, если развивается на крупных *Bembex*, и мелких — в случае развития на мелких *Microbembex* (Mickel). Под влиянием укорочения периода питания, то есть временного голодания, на мухах *Drosophila* и *Calliphora* получены вместе с уменьшением роста сложные морфологические изменения в жилковании имаго со своими внутренними корреляциями (Смирнов и Желоховцев).

Идущее дальше, уже гистологическое исследование личинок голодающих мух указывает, что величина клеток и ядер у измельчавших особей соответствует величине тела, и у мелких особей оказывается меньшей; но при этом элементы имагинальных дисков остаются постоянными по величине и не зависят от массы личинки; с другой стороны, у имаго величина зависит не от размера, но от числа клеток; различия в величине клеток возникают, очевидно, только в тех элементах, например в личиночных, где вследствие слишком ранней дифференциации наступает и преждевременная остановка способности к делению, так что изменение объема органа может быть вызвано только изменением объема его тканевых элементов (Loewenthal).

§ 100. Расход веществ при голодании. — Биохимическое исследование голодающих и погибших от голодания насекомых не оставляет сомнения в том, что при голодании, следовательно, во время питания эндогенного — веществами собственного тела, организм насекомого расходует, при действии на них тканевых, внутриклеточных ферментов, значительно больше жиров и белков, чем углеводов, хотя вообще использование белков при эндогенном питании несколько ниже его уровня при нормальном — экзогенном питании, и что только перед смертью наступает повышенный распад белков; таким образом, главными резервами тела, поддерживающими жизнь при полном голодании и максимально расходующимися при нем, являются жиры (Словцов, Tangl, Kopeć, Heller), но расходуются при этом как резервные

вещества пассивных тканей, так частью и сам состав тканей активных; белок этих тканей должен потребляться лишь для покрытия минимума белкового обмена голодающего организма, и белковых резервов обычно не бывает: хотя и есть указания на присутствие в кишечном эпителии кристаллического белка именно как резерва, но такое толкование сомнительно (Jordan).¹

Позволительно в общем принять, что при голодании в первые сроки его расходуются именно углеводы, но в сравнительно небольшом размере; у *Tenebrio*, голодающих при 30°, содержание гликогена падает за неделю с 2.04 до 0.68% живого веса (Mellanby); у стрекоз — с 0.2 до 0% (Словцов).²

Белки могут расходоваться при голодании или очень сильно — у бабочки *Deilephila* перед смертью до 41% (Heller), у *Melolontha* до 22 и у *Geotrupes* до 20% (Словцов), также у *Dytiscus* (Pilewiczówna); или умеренно, как, например, у стрекоз с 53.4 до 51.7 или у шмелей с 58.3 до 52.1% сухого веса (Словцов), также у *Periplaneta* (Pilewiczówna); у пчелы во время голодания при 23° расходования белка даже как бы и совсем не наблюдается (Keller-Kitzinger).

Жиры всегда являются главным резервом, тратящимся при голодании; у личинок *Tenebrio* жировое содержание в 14.8% живого веса во время голодания при 30° расходуется через месяц более чем на половину (Mellanby); у бабочек *Deilephila* 70% жира исчезает к моменту смерти (Heller); жук *Melolontha* тратит к этому времени 85.6% жира, *Geotrupes* около 75%; у стрекоз содержание жира падает с 11.7 до 5.9% сухого веса (Словцов).

Общее представление о распределении потерь веса тела по его составным веществам дают числа на навознике *Geotrupes stercorarius*, который погибает при полном голодании через 5—11 дней и теряет при этом 21.73% веса; главную составную часть этой потери составляет вода 30.58% — и жиры — 62.28%; белки потребляются до одной пятой, содержащие фосфор белковые тела до одной трети первоначального их количества; вес хитина и пентоз, повидимому, не изменяется; количество потребленной энергии на 1 кг веса в сутки времени достигает 39.41 калорий (Словцов). Анализ нормальных и погибших от голодания стрекоз *Libellula cancellata* дает следующие числа табл. 20, в процентах на сухой и живой вес (Словцов).

¹ Сделан также вывод, что вообще при голодании рядом с жирами потребляется все же больше белков, чем углеводов (Словцов).

² Значение углеводов при голодании явно также из следующих наблюдений: «зимняя раса» *Anopheles* с сентября не сосет крови, и уже в августе ее тяготение к этой пище слабее, чем у других рас; но она пьет сладкие соки и развивает при этом обильное жировое тело; повышение температуры до 22—24° прерывает это голодание, хотя переваривание крови остается замедленным (Buck, Schoute и Swellengrebel). Бабочки *Pieris rapae* требуют для поддержания жизни непременно подсахаренной воды, в то время как для *Ephestis kühniella* достаточно одной чистой воды (Norris); если муравью *Iridomyrmex humilis* при неполном голодании и 20° давать сахар и воду в неограниченном количестве, то продолжительность его жизни равна 475 часам, при одной же воде она равна 71 часу (Cardot).

Таблица 20

	Нормальные		Погибшие от голода	
	сухой вес	живой вес	сухой вес	живой вес
Вода	0.00	71.52	0.00	63.89
Сухое вещество	100.00	28.48	100.00	36.11
Зола	7.03	2.00	5.04	1.82
Органические вещества	92.97	26.48	94.96	34.29
Углеводы	0.20	0.06	0.00	0.00
Белки	53.41	13.22	51.68	16.84
Хитин	12.93	3.68	13.42	4.85
Спиртовый и эфирный экстракты	13.98	3.98	11.70	4.22

Анализ нормальных и погибших от полного голодания жуков *Melolontha melolontha* дает, в граммах на тысячу жуков, числа табл. 21 (Словцов).

Таблица 21

	Нормальные	Погибшие от голода	Потеря	Потеря в % исходного веса
Вода	638.39	409.70	228.69	35.82
Сухое вещество	256.61	217.84	38.77	15.11
Зола	15.49	11.08	4.41	28.47
Органические вещества	241.12	206.76	34.36	14.25
Хитин	36.65	36.82	+0.17	+0.46
Белки	135.55	105.82	29.73	21.93
Жиры	35.26	5.06	30.20	85.65
Экстрактивные вещества	34.66	59.06	+24.40	+70.40

Следовательно, за период голодания потреблено, в процентах, 85.65 жи-р.в, 21.93 белков и 35.82 воды; что же касается, в частности, фосфора, то общая его потеря за время голодания, в процентах к исходному весу, равна 27.55, а из этого количества фосфора спиртового экстракта 81.91 и фосфора нуклеинов 73.86; фосфор же водного экстракта увеличился на 34.91% (Словцов).

Далее, сверчок *Gryllus campestris* после десятидневного полного голодания снижает вес тела до $\frac{1}{5}$ части исходного (Grabert). Гусеницы тутового шелкопряда при голодании продолжают жизнь на $\frac{3}{5}$ на счет жиров, на $\frac{2}{5}$ на счет малокалорийных веществ, вероятно углеводов, и лишь в слабой степени на счет белков; подопытные экземпляры за три дня упали в весе с 0.504 до 0.303 г и погибли; по расчетам, голодающая гусеница расходует за сутки 197.6 кал. на 1 г, нормально же питающиеся в 2.27 раза больше (Farkas). Сравнение состава бабочек *Deilephila euphorbiae*, погибших от голода, с составом только что вышедших из куколок указывает, что за время голодания используются 70% жира, покрывающие половину общей энергии обмена; углеводы участвуют в небольших количествах; так что нежировая часть потери состоит преимущественно из белков, составляющих до 41% ее; потеря воды очень велика, вследствие чего содержание сухого

вещества поднимается с 31.75 до 44.3%; из зольных веществ исчезает до 33% исходного их количества (Heller). Жировое тело хлебного жука после его имагинального голодания оказывается израсходованным; при этом у жука, находящегося еще в коконе, потребление кислорода оказывается повышенным; у молодого жука оно довольно постоянно, выделение углекислоты повышено, и жировое тело быстро расходуется; у старого жука потребление кислорода повышено, выделение углекислоты понижено, а жировое тело израсходовано окончательно (Janisch). Голодание личинок *Aeschna* ведет в общем к понижению выделения углекислоты, но во вторую его неделю наблюдается повышение последнего; возможно, что в этот период активируются и быстро потребляются резервы тела (Sayle). Наконец, отмечено, что у гусениц *Galleria* при голодании изменяется формула гемоцитов гемолимфы, именно микронуклеоцитов оказывается 64 против 32.9% нормальных и макронуклеоцитов 23 против 48.7% нормальных (Zotta и Jonescu).

Главной же и непосредственной причиной гибели от полного голодания должно считать обеднение организма водой (Словцов, Bodine, Винокуров; § 107); при этом своеобразно, что к моменту смерти от полного голодания процент сухого вещества в теле остается приблизительно тем же и в пределах от 10 до 37% приблизительно постоянным (Teissier).

§ 101. Напряжение и скорость усвоения. — Прирост вещества тела и особенно скорость этого прироста являются мерилем энергии усвоения; эта энергия, выражающаяся в скорости, у насекомых чрезвычайно велика, конечно в период личиночного роста: личинка «должна» запастись веществом на развитие половых органов и их продуктов и вообще на жизнь у имаго, которое часто принимает пищу сравнительно с личинкой в гораздо меньшем количестве; она же должна использовать время, иногда краткое, самого наличия пищи. Скорость и напряжение процессов усвоения у насекомых поэтому в общем очень велики, иногда необычайно; так, у пчелы при весе яйца в 0.22 мг личинка матки к концу четвертого дня весит уже 213 мг, а на шестой — 330 мг, так что в пять дней вес насекомого увеличивается в 1500 раз; такая скорость усвоения возможна потому, что и сама матка и личинка в улье освобождены от работы добывания пищи и пищеварения, ибо и «молочко» и «кашка» представляют собою уже почти вполне подготовленную для усвоения пищу (§§ 24, 25, 42); вес личинки рабочей за первые сутки увеличивается в 6 раз, за вторые в 65, за третьи в 600 и за все шесть дней развития в 3000 раз; у личинки трутня самый резкий подъем роста совершается за первые четыре дня, то есть в дни обильного азотистого питания (Straus). Эти же необычайно благоприятные условия питания ведут к тому, что и у взрослой матки в разгар ее половой деятельности прирост ее живого вещества, выражающийся в массе половой продукции, достигает огромных чисел; именно, матка откладывает ежедневно в течение летних суток при средней плодовитости от 1200 до 2000 яиц (Muesebeck, Zander), при большой — до 3021 и даже до 5000 (Leciejewski), максимально — в среднем 3000 яиц, весящих 400 мг (Doenhoff); и в то же время сама она в неоплодотворенном состоянии весит 200—230 мг

(Leuckart, Schoenfeld), — вес, равный 1500 ее яиц; другими словами, суточный отход ее живого вещества вдвое превышает вес ее тела, и энергия обмена веществ при этом должна быть огромной (Doenhoff, Berlepsch, Schoenfeld); впрочем, по другим данным, 2000 ее яиц весят только 100 мг (Straus). Следует привести и другие точные числа, в миллиграммах: яйцо матки весит 0.05, ее личинка на шестой день 153.2; при перечислении на сухое вещество яйцо на второй день дает 0.02, личинка на шестой день 34.6; личинка трутня на второй день весит 3.32, на шестой 211, на седьмой — от 300 до 327; при перечислении на сухое вещество личинка на второй день дает 0.55 и на седьмой 76.3 (Straus).

Подобные же по величине результаты достигаются, повидимому, также и путем усиленного поглощения вовсе не подготовленной, сырой пищи — путем повышенной прожорливости. Так, гусеница тутового шелкопряда, готовая к завиванию кокона, имеет вес, в 5400 раз, а на сухое вещество в 4500 раз превышающий вес для нее исходный. За время первой личиночной стадии, равной 175 часам, 100 г живого веса гусениц увеличиваются до 1043.5 г и на 100 г сухого их вещества прибавляется 667.3 г, что дает часовой прирост в 5.96 г живого веса на 100 г гусениц и 3.81 г сухого вещества, причем прирост живого веса получается, главным образом, на счет воды, а прирост сухого вещества преимущественно на счет белков, а в последних стадиях развития и на счет безазотистых веществ (Kellner). Не лишне отметить, что сухое вещество гусеницы при выходе ее из яйца равно 24.06%, веса, у четвертой ее фазы оно падает до 12.19, а перед окукливанием поднимается снова до 19.66%; у куколки оно равно 21.10, у бабочки 28.23%; прирост, в граммах, на тысячу гусениц тутового шелкопряда по стадиям (Kellner) приведен в табл. 22.

Таблица 22

Стадии	Вода	Сухое вещество	Органиче- ские веще- ства	Сырой белок	Жир	Другие без- азотистые вещества	Неоргани- ческие ве- щества	Общий азот
1-я	3.666	0.654	0.592	0.493, с хитином	0.056	0.049	0.062	0.0789
2-я	17.926	2.910	2.650	—	0.327	0.015	0.261	0.3510
3-я	77.220	11.260	10.168	8.137, без хитина	1.539	—	1.085	1.3380
4-я	352.350	47.770	43.340	34.460	5.260	—	4.440	5.6700
5-я	1395.300	374.160	353.530	213.250	64.040	58.860	20.620	35.1500
При выходе из яйца . .	0.316	0.098	0.092	0.047	0.016	0.002	0.006	0.0118

При этом прирост солей распределяется между элементами следующим образом: из 25.06 г прироста за последние две стадии на тысячу гусениц приходится извести 10.85, магнeзии 6.93, фосфорной кислоты 4.30, кремневой кислоты 3.70 и окиси калия 0.94 г (Kellner).

Старинные числа дают ту же оценку в несколько ином выражении: после выхода из яйца, весящего 0.000472 г, гусеница тутового шелкопряда через 6 дней увеличивает свой вес в 15 раз, через 10 в 94, через 16 в 400, через 23 в 1628 и через 33 дня в 7760 раз против веса исходного; за это время она съедает 13.33 г листового вещества шелковицы, то есть в 60 000 раз больше этого исходного веса (Dandolo).

Из других примеров: зрелая гусеница *Telea polyphemus* превышает по весу новорожденную в 4140 раз (Trouvelot), личинка *Anthophora retusa* в 1020 раз (Newport), гусеница *Cossus cossus* в 72 000 (Lyonnet), гусеница *Sphinx ligustri* в 9 976 раз (Newport), гусеница *Bombyx mori*, смотря по расе, от 9100 до 10500 раз; или, при грубом учете времени усвоения, увеличение веса происходит у тутового шелкопряда за 35 дней в 5264 раза (Kellner), у рабочей пчелы за 6 дней в 3064 раза, у матки за 6 дней в 1500 раз (Straus), у мясных мух за 5 дней в 700 раз (Weinland) или за сутки в 140 и даже в 200 раз (Redi), у моли *Tineola* за 2—3 месяца в 296 раз (Titschack).

§ 102. Использование пищевой массы. — Одной из важных сторон усвоения, взятого в целом, является различная степень использования пищевой массы и, стало быть, степень усвоения поступивших питательных веществ; различная усвояемость их, зависящая от разных причин, выражается в разной мере использования прежде всего пищевых веществ, поступивших в кишечник. Вопросы, связанные с мерой усвоения и регуляцией его, среди насекомых привлекли внимание лишь в малом числе наиболее бросающихся в глаза случаев.

Внешние изменения пищевой массы и состав экскрементов мало прослежены. Мясо в зобу *Carabus* и *Dytiscus* разлагается на волокна, взбухает и наполовину разжижается в зеленоватую липкую массу; в средней кишке эта масса превращается в грязно-желтовато-белую и, наконец, в прозрачную жидкость со взвешенными в ней жировыми каплями (Plateau). Насосанная самками *Culex* и *Anopheles* кровь позвоночных облекается в зобу по периферии прозрачной студневидной оболочкой и скоро разделяется на плазму и слой эритроцитов; затем в средней кишке жидкая часть крови оказывается в передней четверти кишки, а эритроциты занимают остальное ее пространство; распадение и обесцвечивание последних начинается от периферии слоя к его центру; гемоглобин их сперва растворяется, затем расщепляется на свои дериваты, выделяющиеся в виде черных кристаллов, переходящих в заднюю кишку (Schaudinn, Grassi).

Экскременты вообще представляют не только массу из остатков непереваренной пищи, но сложную смесь из них и выделений — экскретов — общего обмена, поступивших из разных органов через мальпигиевы сосуды и стенку кишечника. Наружный вид и строение экскрементов, если они плотны и более или менее сухи, зависят от строения заднего отдела прямой кишки; так, у гусениц строение каловых комков, в виде коротких цилиндров или призм, ясно обнаруживает отпечатки складок прямой кишки и ректальных желез в ней в виде шести колонок и шести щелевидных промежутков между ними; так называемая «буровая мука» сверлящих древесину и кору насекомых и их экскременты показывают, что заглоченная

пища их изменяется только химически, причем физическая ее структура настолько постоянна, что по виду и строению мелких частиц муки или экскрементов можно определить группу, к которой относится насекомое, а иногда и вид его (Eckstein). У плотоядных форм с хорошим усвоением и легко перевариваемой пищей экскрементов образуется мало; у комара они состоят из бурых кристаллов дериватов гемоглобина в смеси с продуктами экскреции мальпигиевых сосудов — уратов и известковых солей (Schaudinn). У имаго чешуекрылых, перепончатокрылых и двукрылых экскременты жидки и могут надолго задерживаться в прямой кишке; у молодых рабочих пчел они не выбрасываются вплоть до времени вылета за сбором, то есть задерживаются недели на три после выхода из куколки, а также задерживаются на все время зимовки; в последнем случае большое значение имеет обратное всасывание из них воды (Wigglesworth). У личинок пчел, которых рабочие кормят уже предварительно переваренной пищей, экскрементов за всю жизнь накапливается очень мало, и, вероятно, поэтому они не выделяются вплоть до установления прохода из средней кишки в заднюю; правда, у личинок пчел бывает частичное выведение экскрементов через рот, но в очень небольшом количестве, вобщем же отбросов в кишечнике личинки почти не остается (Straus). Задержание экскрементов взрослыми пчелами в течение всей зимы и опорожнение ими кишечника лишь при первом весеннем вылете объясняются также высокой усвояемостью меда как зимней пищи. Выделение экскрементов у эндопаразитических личинок перепончатокрылых также задерживается до выхода их из тела хозяина. Экскременты личинок муравьиных львов, с их внекишечным пищеварением, заключены, как яйцо, в скорлупу из уратов (Meinert).

У растениеядных насекомых зерна крахмала быстро оказываются изъеденными, к о р р о д и р о в а н н ы м и и остаются таковыми, не успевая раствориться в случае, если пищи избыток. Содержимое раскушенных клеток переваривается, но клетки, оставшиеся целыми при жевании, и даже куски листьев, если клетки их не повреждены, остаются нетронутыми (Biedermann и Moritz); при отсутствии цитазы пищеварительные соки не просачиваются сквозь клеточную оболочку, и крахмальные зерна в клетках сохраняют форму и величину; то же наблюдается по отношению к белковому содержимому пыльцевых клеток, служащих пищей пчелам, если эти клетки проходят сквозь кишечник целыми. У личинки *Tenebrio* при обильной пище крахмальные зерна даже муки переходят в экскременты незатронутыми (Biedermann). У гусениц главную массу экскрементов составляет клетчатка, дериваты хлорофилла, целые непережеванные куски тканей; то же наблюдается у саранчевых, кузнечиковых, у *Hydrophilidae* из жуков.¹

¹ Бактериальная флора пищевых масс насекомых и их экскрементов представляет большой интерес; бактерии заглатываются с пищей в громадном количестве, особенно сапрофитами, копрофитами и растительноядными формами; роль и судьба этой флоры как питательного материала при копрофагии мало выяснена, но, несомненно, велика: вес бактерий в кале некоторых травоядных млекопитающих достигает трети его веса.

Использование пищевых веществ наиболее полно изучено на гусенице тутового шелкопряда; анализы введенных и выведенных пищевых масс — ingesta и excreta — исходили из состава тутового листа, тела гусеницы и ее экскрементов. Тутовый лист в своем составе зависит от условий сезона, почвы, породы и прочего; в среднем его состав по анализам, сделанным в Японии в начале мая, дает, в процентах: воды 75.95, сухого вещества, 24.41, в последнем белковых веществ 32.89, жиров 5.15, клетчатки 9.80, экстрактивных безазотистых веществ 44.46, золы 7.70, азота вообще 5.262, из него белкового азота 3.902 (Kellner). Для определения степени или коэффициента усвоения приводятся следующие суммарные расчеты: тысяча гусениц между третьей и четвертой линьками съедают, в граммах сухого вещества, 294.48, и выделяет его в экскрементах 169.09, усвоив таким образом 125.39, то есть 42.58% (Kellner); по другим данным, последнее число 41% (Поярков); этот коэффициент зависит от состояния листа;¹ использование понижается с возрастом и в последней стадии, перед окукливанием, гусеницы используют только 33.44% сухого вещества, что стоит в связи со старением листа; в табл. 23 приведены числа распределения веществ листа в процентах.

Таблица 23

	Органиче- ского веще- ства	Сырого белка	Сырого жира	Безазотис- того экстра- гированного вещества	Солей	Белков	Небелково- го азота
Во время между треть- ей и четвертой линь- ками гусениц	44.49	59.70	76.82	41.11	20.30	71.78	8.00
Во время между чет- вертой и пятой линь- ками гусениц	35.28	56.88	56.00	30.07	13.75	69.21	2.52

Более старые числа, высчитанные из веса экскрементов и мочевых выделений, дают 45—49% неиспользованного вещества (Péligot). Из углеводов в листе шелковицы — клетчатки, арабана, галактана, крахмала, сахаров — поглощаются растворимые сахара (Acqua) и едва ли крахмал (Kawase); затем поглощаются белки (Hering) и вообще содержащие азот вещества (Péligot); жиры и масла не используются (Hering). Некоторое представление о балансе усвоения элементарного состава пищи дают приведенные в табл. 24 числа из старых анализов листьев шелковицы и гусениц тутового шелкопряда и их экскрементов, в процентах от общего веса (Péligot); но в таблице числа, кроме азота и золы, относятся больше к газообмену, чем к питанию (Уваров). У гусениц других чешуекрылых коэффициент использования у двух первых фаз, например у *Phalera*, довольно постоянен, у следующих колеблется; то же происходит параллельно и с приростом веса;

¹ Усвоение листа падает с весны до осени (Степаньянц), даже в термогигростате (Усико).

Таблица 24

	Листья	Экскременты	Гусеница
Углерода	43.73	42.00	48.10
Водорода	5.91	5.75	7.00
Азота	3.32	2.31	9.60
Кислорода	35.44	36.14	26.30
Золы	11.60	13.80	99.00

в первые четыре дня жизни с пищей принимается около 90% воды; у разных видов количество используемых углеводов, жиров и составных частей золы совершенно и специфически различно; в общем же коэффициент использования у гусениц гораздо ниже, чем, например, у млекопитающих (Evans). У *Dixirpus* наибольшее, в процентах, количество экскрементов выделяется в первом периоде жизни, когда оно достигает одной пятой веса тела после выхода из яйца; вообще вес экскрементов, выраженный в процентах веса тела, в первой стадии равен 8.1, во второй 5.1, в третьей 3.9, в четвертой 3.0, в пятой 4.1, в шестой 3.4, у имаго 3.4; наконец, из всей принятой *Dixirpus* за время жизни пищи в виде экскрементов выделяется в среднем 35.8% (Titschack); достойно внимания, что почти то же число, 37.7%, приводят для тутового шелкопряда (Luciani и Lo Monaco). Анализ содержания азота в листьях шелковицы и в экскрементах гусениц тутового шелкопряда показывает, что около 37.69% азота листьев выбрасывается и 62.31% усваивается (Luciani и Lo Monaco).

Экскременты *Tineola*, питающейся кератином волос (§ 32), содержат 26.66% азота; из этого количества приходится, в процентах: 10.22 на аммиак, 47.29 на мочевую кислоту, 17.57 на мочевины, 10.00 на креатин и креатинин, 0.51 на пуриновые основания и 11.64 на вещества, нерастворимые в соляной кислоте и едком натре (Vabcock). Для того же объекта даются следующие числа, в процентах: производных оксипурина 28, мочевины 0.4, аммиака 3, азота иного происхождения 7.7, растворимых минеральных солей 5.5, воды 1, нерастворимых веществ 18 и неопределенного остатка 36.4; следовательно усвоение азота кератина очень велико (Hollande и Cordebard).

§ 103. Неполное использование пищевых веществ. — На большое содержание в экскрементах неусвоенных и подлежащих дальнейшему использованию питательных веществ указывают довольно многочисленные случаи поедания насекомыми экскрементов, или чужих — к о п р о ф а г и и, или собственных того же вида — а в т о к о п р о ф а г и и. Из первых наиболее общеизвестно и привлекло на себя внимание выделение сладких углеводов в экскрементах тлей и родственных им групп в виде так называемой «м е д в я н о й р о с ы», которая поедается муравьями, пчелами, шмелями, бабочками, первыми при активном «доении» ими тлей, червецов, листоблошек и других полужесткокрылых, снабжающих этих своих потребителей, очевидно, вполне питательной пищей, ибо последние иногда питаются медвяной росой почти исключительно.

Падающая с деревьев дождем (Slingerland) медвяная роса от *Psyllidae* охотно поедается шмелями (Sharp); экскременты *Euchenopa* из *Membracidae* поедаются муравьями (Baer); то же наблюдается и для *Centrotus* (Green). Жидкость, выделяемая *Aphrophora*, содержит на 99.48% воды, органических веществ 0.14 и неорганических 0.38, в то время как в соке пищевого растения, ивы, воды 94.56%, органических веществ 3.827 и неорганических 1.607; эти числа указывают на довольно полное использование пищи (Gruener). Медвяная роса тли *Aphis* на *Acer platanoides* содержит 30% сахарозы и 22% глюкозы (Buesgen). Для медвяной росы от тли *Drepanosiphum platanoides* приводятся числа, чрезвычайно близкие к «манне», именно: 55.44 сахарозы, 24.75 инвертированных сахаров и 19.81 декстринов (Buesgen). По более старым определениям, медвяная роса, взятая с липы, без определения выделивших ее насекомых, содержит, в процентах, сахарозы 48.50, инвертированных сахаров 28.59 и декстринов 22.55 (Boussaingault); такая же роса с клена содержит воды 24.88, сахарозы 16.70, инвертированных сахаров 28.50, декстринов 39.40, золы 3.02 и белков 3.17% (Raumic, Toth); первая вращает вправо (Buesgen). В вязких и клейких выделениях тли *Schizoneura lanigera* на вязе указывалось (Ratzeburg) присутствие гуммиобразного вещества; очищенное, оно дало формулу $C_6H_{10}O_5$ и названо животным декстрином (Liebermann, Horvath); сомнительно, чтобы это было выделение тлей; если так, то это было бы единственное выделяемое животным гуммиобразное вещество; скорее — это неперегтерренный растительный продукт.¹ Медвяная роса червеца *Lecanium persicae* приятного сладкого вкуса и выделяется в значительном количестве (Réaumur).

О количестве жидких медвяных экскрементов судят и определяют скорость их выделения по числу их капель, около 1 мм в диаметре, выбрасываемых за сутки; это число для «тли с липы» определено в 19, для «тли с клена» в 48, для «червеца с камелии» в 13 (Buesgen). *Macrosiphum pisi* за сутки выделяет росы в виде капель диаметром от 600 до 800 микронов на свободно стоящих растениях 9.9, а на скученных 7.9 капель диаметром от 400 до 650 микронов (Schaefer). Сливовая тля дает меньше капель росы, если сидит плотными обществами и при большей температуре (Smith). Капли росы выбрасываются с силой на расстояние до 3 см и на высоту в 3 мм (Arnhart). Группа из шести тлей за 100 дней выделяет в росе 0.28 г сухого вещества (Arnhart). Одно липовое дерево в виде росы с заселяющих ее тлей высачивает до 3—4 кг жидкости (Boussaingault); на липе с 24 000 листьев находилось до 24 кг росы (Buesgen); 20 000 муравьев *Formica rufa* собирают за 100 дней сезона вегетации в виде медвяной росы 10 кг чистой сахарозы (Oekland).

Но, с другой стороны, отмечены тли, например *Aphis padi*, сахара в росе не выделяющие; равно как нет сахаров и в выделениях *Aphrophora spumaria* (Buesgen). Это наблюдение, а также толкование, что выделения на растениях не все являются экскрементами или экскретами насекомых и что медвяная роса, выделяемая самими растениями (Neger), не соответствует «пади» или «медвяной пади», то есть экскрементам насекомых, наводит на вполне допустимое предположение, что в состав сладкой медвяной росы и подобных ей веществ входят также продукты секреции или экскреции кишечного эпи-

¹ Состав медвяной росы у тлей должен зависеть от химического состава питающих их растений (Davidson), но доказательств этой зависимости пока не дано; присутствие декстринов почему-то считается неясным (Buesgen); в состав росы тлей и червеца на соснах входит также мелецитоза (Hudson и Sherwood).

теля и мальпигиевых сосудов; это предположение едва ли возможно для сахаров; но, конечно, бесспорно, что в состав медвяной росы входят и истинные экскреты кишечника; указывают на тот факт, что задний отдел прямой кишки у тлей сильно увеличен и выстлан железистыми клетками (McGillivray); впрочем указывается также, что «слюнки» *Philaenus*, выделяемые через анальное отверстие, представляют или чистый кишечный экскрет, но не секрет каких-нибудь особых желез (Coeil), или результат омыления воска, выделяющегося из кожных желез посредством мочевой кислоты, происходящей из мальпигиевых сосудов, и специального фермента (*Sulc*).

С экскрементами тлей и червецов обычно ставят в связь и твердые вещества, находимые на растениях и объединяемые под термином «манна»; указывается, что медвяная роса, особенно в странах с сухим климатом, после высыхания и затвердения превращается в сахарную манну, которую, впрочем, следует отличать от манны, образующейся из засохшего сока самих растений от укулов цикад и других насекомых.¹ Библейская манна представляет собою наверное медвяную росу, выделяемую червецом *Gossyparia* или *Trabutina mannipara*, живущим на тамариске во многих местностях Средиземноморья; в естественном виде манна похожа на мед и не имеет сходства с выделениями тамариска, к которым она приравнивалась в свое время; «синайский» ее сорт содержит 55% тростникового сахара, 25 инвертированных сахаров и 19.31 декстринов (Bodenheimer, Weber); «Бриансонская» манна на европейской лиственнице выделяется *Lachnus laricis*; манна на той же лиственнице в Каринтии содержит: 92.84% сухого вещества из 13 инвертированных сахаров, 49.54 сахарозы и мелцитозы, 27.88 декстринов и 2.6 белка; ее выделяет *Lachnus muravensis* (Arnhart). Долгоносик *Larinus nidificans* строит кокон из сахаристой «манны-трегала», состоящей из 66% крахмала, 28 трегалозы и небольшого количества камедей (Cariomont и Leprieur, Guilbourt, Hanbury, Pierce).

Пожирание медвяной росы муравьями, пчелами, осами, бабочками является терминологически одним из примеров копрофагии. На подобное же, весьма неполное использование пищевых веществ и, следовательно, на неполное пищеварение указывают и другие многочисленные факты копрофагии. Взаимная копрофагия у термитов в виде поедания экскрементов одной особи другою, так называемое «проктодеальное» питание, а также повторная автокопрофагия в виде поглощения собственных экскрементов указывают прежде всего на слабое использование содержащей клетчатку пищи и обусловлены, вероятно, большой длительностью переваривания и усвоения клетчатки (Jordan).² К истинной автокопрофагии относится также повторное и даже неоднократное поедание собственных экскрементов у восковой моли *Galleria* (Метальников), которая якобы выживает на такой пище до 7 и 8 лет (Réaumur), очевидно пропус-

¹ Например, указывают на манну, выделяемую под влиянием укулов насекомыми растениями *Tamarix*, *Artemisia*, *Haloxylon*, *Astragalus*, *Atraphaxis*, *Echinops*, *Calotropis* (Kaiser).

² Своёобразно, что выделение термитами из анального отверстия проктодеальной пищи есть акт рефлекторный и регулярно вызывается щекотанием кисточкой; то же, вероятно, происходит и у тлей, которых «облизывают» муравьи.

кая их через кишечник до тех пор, пока в них еще есть усвояемые вещества. Утилизация *Galleria* воска, содержащегося в обычных ульевых сотах, сравнительно невелика: соты содержат воска около 60%, экскременты гусениц после однократного переваривания — около 28; валовое содержание азота в экскрементах равно 3, в сотах 2.20%; это относительное увеличение получается как результат использования воска (Зибер и Метальников). Наконец, в улье экскременты пчелиной матки и трутней поедаются пчелами-рабочими (Berlepsch).

Данные по использованию питательных веществ личинкой *Callidium sanguineum* в камбии ветвей дуба, представляются в следующем виде, в процентах: личинка содержит азота 4.637, а ее пища только 0.494 его, причем из этого количества 0.351 оказывается еще в ее экскрементах; в общем дубовый камбий содержит 22.16% нужных для личинки веществ; за время развития личинка извлекает из пищи количество питательных веществ, в 32.42 раза превышающее ее вес; в результате в конце личиночного развития в ней оказывается из всего потребленного количества пищи, в процентах, воды 58.15, азота тела 4.637 и золы 1.316; содержание золы в экскрементах позволило констатировать и вычислить использование клетчатки: обогащение их золой сравнительно с древесной указывало на усвоение последней, именно: 128.48 древесины содержат то же количество золы, что и 100 г экскрементов; если допустить, что соли в данном случае не усваиваются, то получают указанные выше 22.16% использованного вещества (Grandis и Muzio).¹

В качестве причин неполного усвоения пищевого материала приводятся пока лишь соображения из внешних, физико-химических условий ассимиляции. Для грызущих растениеядных насекомых, в частности гусениц, давно указано, что экскременты их состоят в значительной мере из совершенно цельных растительных клеток с нетронутыми стенками, хлоропластами и протоплазмой; из этого наблюдения заключают, что пища используется в данном случае в высшей степени несовершенно потому, что цитазы, способной растворить клеточные оболочки, в кишечных секретах гусениц нет; использованным оказывается питательный материал содержащего лишь тех клеток, оболочка которых повреждена или разрушена при откусывании и жевании пищи: в них исчезли и протоплазма и хлоропласты (Biedermann и Moritz, Plateau; § 18); это наблюдение относится, в частности, и к гусеницам тутового шелкопряда (*Acqua*), и у них приблизительно лишь треть веса заглоченной листовой массы состоит из надкушенных, то есть разрушенных клеток (Kellner); впрочем, по другим данным, набор пищеварительных ферментов может проникать сквозь целлюлезные растительные клеточные стенки (Biedermann, Поляков); таким образом этот важный для понимания пищеварения и усвоения вопрос остается нерешен-

¹ Остается отметить, что измерение количества экскрементов послужило одним из методов косвенного измерения роста (Yamanoti; § 138), причем, конечно, сумма из веса экскрементов и прироста тела всегда меньше веса съеденной пищи: потеря складывается из выделенной через испарение воды, газового обмена, а также из усыхания экскрементов за время опыта.

ным. Тем не менее этим обстоятельством неполного усвоения пищи может быть объясняема нередкая крайняя прожорливость многих растениеядных насекомых. С другой стороны более чем вероятно, что валовое усвоение пищи обуславливается, может быть, прежде всего пищевым режимом и специфическими ингредиентами пищевой массы, обуславливающими также и выбор пищи (§ 12); так, например, максимальным это усвоение является для лугового мотылька (табл. 25) при питании его лебедой (Данилевский).

Таблица 25

	Длительность развития, в сутках	Смертность, в процентах	Вес куколки, в мг
<i>Chenopodium album</i>	11.5	31.5	38.3
<i>Beta vulgaris</i>	12.5	46.6	32.5
<i>Artemisia vulgaris</i>	13.5	55.0	28.5
<i>A. pauciflora</i>	17.5	74.0	22.6

Совпадение наибольшей скорости развития и малой смертности с максимальным весом и обратно говорит за то, что в данном примере некоторые растения вызывают депрессию питания; более доказательных соображений физиологического характера пока не предложено.

По отношению к сосущим насекомым — производителям медвяной росы — обычно приводится то толкование, по которому обилие в их экскрементах неиспользованных сахаров обуславливается тем, что тля или червец, чтобы добыть из пищи необходимое количество белка, вынуждены поглощать чрезвычайный избыток крайне бедного белком растительного сока; этот сок, наоборот, богат растворенными углеводами; избыток их поэтому и извергается нетронутым (Buesgen, Jordan). К этому обобщению надо добавить впрочем некоторую поправку, именно: излишки воды и сахаров или выводятся наружу неусвоенными, или в некоторых случаях перерабатываются в воск, и тогда жидкость, выделенная из кишечника, не содержит сахара и состоит из воды 99.48, органических 0.14 и неорганических веществ 0.38% (Gruner), а также следов содержащих азот веществ (Haupt), равно как и фермента, разлагающего воск (Sulc). Также осложняет это упрощенное представление об избыточности сахаров и то соображение, что в соке ситовидных сосудов растений на сухое вещество содержится углеводов до 90 и белка до 5%; а медвяная роса, состав которой различен у одной и той же тли на разных растениях (Davidson), содержит около 85% углеводов — из них сахарозы 16.7, инвертированных сахаров 24.5 и декстринов 39.4 и белка 3% (Toth). Более того: *Trialeurodes*, сосущие на тех же растениях, что и тли, не выделяют в экскрементах ни углеводов, ни белка (Weber); поэтому вероятно, что причина заключается не в недостатке одного белка, но и некоторых неизвестных других веществ (Wigglesworth).

Кроме непосредственного поедания, экскременты у насекомых идут: на защитное покрытие тела, например у жуков-листоедов; на постройки — у термитов; как субстрат для культивирования грибов — у муравьев и термитов; наконец как пища для личинок и субстрат для переноса паразитов (Frost). Экскременты термита *Eutermes monoceros*.

составляющие с примесью частиц почвы материал их термитников, состоит в главной части из углерода $C_{25}H_{70}$; зола их содержит, в процентах от общего ее веса: кремнекислоты 45.20, фосфорной 1.09, железа и алюминия 23.49, марганца 1.05, кальция 14.25, магния 1.51, калия с натрием 13.29 (Schuebel). Личинки *Cetonia* строят свои коконы из экскрементов, представляющих смесь из остатков пищи, заглоченной земли и экскретов из мальпигиевых сосудов (Weber). Яванский жук *Platyedema* плетет кокон из нитевидных экскрементов, состоящих из кусочков непереваренного «хитина» из грибов, которыми он питается (Schulze).

Водообмен

§ 104. Вводные положения. — Насекомые в подавляющем большинстве представляют животных наземных, живущих в сфере интенсивного испарения воды; и в то же время они, в том же подавляющем большинстве, являются животными мелкими с большой поверхностью испарения при малом объеме; поэтому водообмен у них и удержание его в состоянии необходимого равновесия представляют важнейшую и не легко достижимую задачу. Не без основания находят (Wigglesworth), что вся организация насекомого несет черты приспособления именно к этой задаче. Старинная аксиома, что взаимодействия между телами при известном термическом влиянии могут происходить только в растворах, полностью и прежде всего приложима к жизни всех организмов, где растворителем является вода; вообще представление о жизни не мыслимо без воды. Вода входит в организм и как составная часть образующих его веществ, и как растворитель их, и просто как их носитель. С нею поступают в организм извне все вещества, в том числе подлежащие усвоению при питании, она же вымывает наружу и продукты распада тела и разложения этих веществ.

Нахождение воды в организме может быть, во-первых, результатом непосредственного ее поступления в него из окружающей среды — водной в случае водных форм и воздушной с содержанием в ней водяного пара в случае форм сухопутных и, во-вторых, результатом ее выработки внутри организма в итоге реакций обмена. Воду, вырабатывающуюся в организме, называют метаболической.

По степени связи с веществами тела различают: воду капельно-жидкую — свободную, дающую растворы, воды кристаллизационную и коллоидную, молекулярную, связанные и, в частности, среди них воду протоплазматическую, считающуюся входящей в состав системного комплекса веществ протоплазмы.

Биоорганические субстраты очень водоемки, и их водоемкость связана с активностью жизненных проявлений; большинство их находится в коллоидальном состоянии; в этих коллоидных системах вода связана различным образом: через поверхностную имбибицию, через сорбцию, посредством сольватации в золях, через эмульгирование, посредством фиксации поверхностно в виде пленочной воды, путем химической связи — валентной и надвалентной; прочность связанности воды неодинакова: одни ее формы допускают испарение, другие представляют прочное фиксирование. Вода удерживается живым веществом с большой силой, и оно способно захватывать сорбционно количества ее, превышающие массу адсорбирующего субстрата в сотни раз. При жизни организм извергает часть своей воды и вбирает другую: он живет в стремительном потоке воды, что заставляет предполагать ритмичность превращений

в коллоидных состояниях живого субстрата, который поэтому должен обладать п л а с т и ч е с к о й водоемкостью, а эта последняя должна быть обусловлена пульсацией дисперсности. Более дисперсное состояние связано с большой водоемкостью и отвечает накоплению продуктов диссимиляции или распада; менее дисперсное состояние отвечает фазе усвоения или воссоздания и обладает меньшей водоемкостью. С потоком выделяемой воды, не удерживаемой более коллоидно-сорбционными связями, уносятся продукты диссимиляции; а с водой, поглощаемой извне, вследствие возникновения большей дисперсности субстрата, поступают в организм вещества, подлежащие усвоению. Только часть воды находится в организме в жидком, свободном состоянии, другие связаны с коллоидными мицеллами и между прочим обуславливают тургор его вещества и клеток; степень связывания воды коллоидами зависит также от концентрации водородных ионов среды. Биокolloиды являются, таким образом, регуляторами поступлений и потерь воды в организме.

Изменения интимных связей в коллоидных системах могут быть достигнуты и колебаниями температуры. Живая протоплазма содержит до 98% воды; высыхание тормозит и уничтожает жизненные реакции; вода представляет не только растворяющую массу, но имеет также важную функцию — ослаблять физико-химические связи; этим она придает плазме высокую степень лабильности, — ее важнейшее физиологическое свойство; ослабление электро-химических полей делает возможным положение, при котором ничтожные силы оказываются достаточными для производства крупных изменений в частицах; большое содержание воды в плазме есть причина не только ее химической и физиологической подвижности, но и ее интимного физиологического расчленения (Rinne).

Водный баланс в организме достигается уравниванием, с одной стороны, поступления воды через поверхности кишечника, наружных покровов и дыхательной системы, равно как ее образования в результате дегидратации химических соединений, с другой — ее выделения через те же поверхности при процессах перспирации, дыхания, экскреции и секреции, равно как и поглощения ее, как воды метаболической, при процессах гидролиза; процессы у с в о е н и я воды и ее выделения в общем недостаточно прослежены при изучении водообмена насекомых.

§ 105. Содержание воды. — Содержание воды в теле насекомого весьма непостоянно и зависит от окружающей среды, но прежде всего — от фазы: личиночные фазы всегда богаче водой, а иногда несравненно с имагинальными (§ 59). В общем и среднем содержание воды в тканях насекомых колеблется от 45 до 90% веса их тела (Robinson, Buxton). Делают обобщение, что воды меньше у насекомых с сильно склеротизованными покровами: у жука *Calandra* воды только 46—47, у гусеницы *Telea polyphemus* 90—92% (Buxton). Но в гусенице *Tineola* воды 42, сухого вещества 58% (Titschack); в гусенице тутового шелкопряда сухого вещества только 19.66%. У пчелы зимой содержится воды в теле до 74.82%, а летом 71.44% (Parhon). Воды в личинках *Agriotes lineatus* 58.7, в личинках *Corymbites tessellatus* 59.98%, и они не выживают в почвах с содержанием воды ниже 98% (Subklew). Для бескрылых партеногенетических самок тлей группы *Pemphigini* на терпентинном дереве указывается очень низкое содержание воды в 55.5, высокое содержание липоидов в 22.2 и гликогена в 2% (Timon David и Gouzon). Содержание воды в теле *Formica exsectoides* не обнаруживает изменений по отношению к сезонам и температуре: у активно движущегося муравья оно так же велико, как и у покоящегося при

зимовке (Dreyer). Косвенные данные, для веса коконов тутового шелкопряда при воспитании в разных условиях влажности, видны из табл. 26 (Quajat).

Таблица 26

Порода	Вес кокона, в г		
	сухость	нормальная влажность	повышенная влажность
Китайская белая	1.29	1.35	1.42
Японская белая	1.53	1.61	1.69
Индийская желтая	2.26	2.48	2.44

Из опытов над *Leptinotarsa decemlineata* выводят заключения, что содержание воды в этом жуке зависит: во-первых, от внутренних физиологических процессов, причем распад запасных жиров и углеводов повышает его, а прирост их уменьшает, и, во-вторых, от температуры среды, причем во время зимовки содержание воды в теле прямо зависит от температуры; у второй и третьей личиночных фаз содержится наибольшее количество воды и наименьшее запасных веществ, а у фазы четвертой обратно; во время кукольного покоя содержание воды значительно повышено, опять вследствие распада запасных веществ, а у имаго вес стоит в прямой зависимости от содержания воды и от температуры и только весной обуславливается физиологическими процессами в виде созревания половых продуктов и их выделения (Busnel). Содержание воды в гусенице *Malacosoma* стоит в прямой связи с ее активностью (Rudolfs). Указывают, что на содержание воды значительно влияет содержание жира: активные личинки *Phlebotomus papatasi*, с содержанием жира в 5% сухого веса, содержат 65—70% воды, а зимующие, с 15% жира, содержат 52—56% воды (Theodor). Вероятно, что у каждого вида и даже у каждой его фазы для поддержания в теле водного баланса существует своя оптимальная зона окружающей влажности, равно как и летальные ее пределы (Уваров).¹

§ 106. Поступление воды. — При нахождении в водной среде — у водных насекомых — возможность поступления воды в тело обеспечена; возникает лишь вопрос о его регуляции (§ 108 и 62). При наземном образе жизни вода может поступать внутрь тела через рот и кишечник, в капель-

¹ Интересны факты акклиматизации к влажности. Колонии колорадского жука были перевезены из Чикаго в Аризону, а их потомство — обратно; в Чикаго нормальные жуки перезимовывали на 79.46%, а после пребывания двух поколений в Аризоне только 7.5%; из четвертого аризонского поколения перенесли чикагскую зиму только 2.25%, а из восьмого — ни одного; при анализе этих результатов оказалось, что чикагские жуки теряли при высушивании воду очень быстро, аризонские же оказались к высушиванию очень резистентны (Tower, Breitenbrecher). Кукурузный мотылек в штате Нью-Йорк дает одно поколение, в Массачусетсе — два; при переносе нью-йоркских особей в область двух поколений моновольтинизм сохраняется в течение нескольких сезонов (Babcock). Огневка *Melitara* из Техаса, где она имеет два поколения, после перевоза в Австралию дала там три установившихся поколения (Hamlin).

ном виде и с пищей, и через покровы тела и трахейную систему, в капельном виде и в виде пара.

Непосредственное питье воды наблюдается во многих случаях; гусеницы слизывают капли росы и дождя; слепни в жаркую пору пьют воду из водоемов (Порчинский), гусеницы кукурузного мотылька после диапаузы усиленно пьют воду, повышая за сутки свой исходный вес на 13—100% (Мончадский); пустынные насекомые поедают растения ночью ради покрывающей их росы (Buxton); средняя семья пчел выпивает за день в апреле и мае от 1.75 до 2.6 л, а за ночь от 1.75 до 2.45 л воды (Fasold); жажда у пчел особенно сильна весной; во всех этих случаях уместно говорить о жажде у насекомых. Прием воды с пищей количественно зависит от содержания воды в пищевых веществах и колеблется в широчайших пределах; так, с одной стороны, пищей тлей служат соки растений, обычно представляющие растворы весьма слабой концентрации; с другой, пищей личинок жуков, в сухой поделочной древесине служат вещества с содержанием воды лишь в 12—15%. Вообще содержание воды в различных видах их пищи колеблется от 10 до 95% (Robinson). В кашке пчелиной матки воды 69.38, в молочке трутней ее 72.75 и рабочих 71.63% (Planta). Кровососы получают воду из своих жертв; поэтому, в частности, клопы живут в очень широких пределах окружающей влажности (Mellanby). Может быть личинка *Tenebrio* пропускает через кишечник огромное количество своей сухой пищи с целью именно добыть из нее воду (Schulz).

Определения соотношений между количеством воды в разных типах пищи насекомых и воды, связанной в их теле, при предположении, что организм, питающийся сухой пищей, нуждаясь в водном запасе, связывает относительно большие количества воды, чем организм, питающийся пищей сочной, дали приведенные в табл. 27 числа, в процентах (Robinson).

Таблица 27

	Пища	Вода в пище	Вода в теле
<i>Sitophilus granarius</i>	Сухая пшеница	9—11	46—47
<i>Sitophilus oryzae</i>	" "	15—16	48—50
<i>Cyllene robiniae</i>	Ствол акации	30—32	56—60
<i>Lepidoptarsa decemlineata</i>	Листья картофеля	70—74	62—66
<i>Vanessa antiopa</i>	" ивы	70—73	77—79
<i>Chorizagrotis auxiliaris</i>	" салата	78—79	83—88
<i>Pieris rapae</i>	" капусты	88—89	83—84
<i>Telea polyphemus</i>	" орешника	71—73	90—92

Из этих чисел можно сделать вывод, что зависимость содержания воды в теле от содержания воды в пище выражается почти прямой линией (Robinson); отклонения от прямой указывают на получение воды из другого источника метаболическим путем; чем меньше воды поступает из пищи, тем больше ее вырабатывается путем обмена, и чем меньше воды в пище и в теле, тем больший процент воды адсорбирован коллоидными поверхностями; об этом говорят следующие цифры (Robinson):

<i>Sitophilus granarius</i>	воды в теле	46,	связано	50
„ <i>oryzae</i>	„ „	48	„	35
<i>Cyllene robiniae</i>	„ „	58	„	20
Насекомые, питающиеся				
сочной пищей	„ „	58—92	„	9—3

Опыты над извлечением воды из пищи при разной влажности воздуха и разным содержании воды в пище для личинок *Tenebrio* показали, что при питании клевером, высушенным при 115° и содержащем всего 10—12% воды, личинки при 20—30% влажности воздуха удерживали из пищи до 3—5% воды, причем концентрация их гемолимфы не падала в течение месяца (Schulz).

Поглощение парообразной воды из окружающего воздуха при различной степени его влажности может совершаться, несомненно, через поверхность наружных покровов и трахейной системы; приводятся обобщения, что насекомые способны в богатой влагой атмосфере поглощать воду, увеличиваясь в весе, причем это поглощение сильнее при высоких температурах и прекращается ниже 12° (Breitenbrecher). Но подтверждается это положение в большинстве случаев косвенными соображениями; так, например, коконы тутового шелкопряда оказываются более тяжелыми, если гусеницы кормлены на воздухе высокой влажности (Quajat); жизненный оптимум влажности по тому же признаку среды для хлопкового долгоносика *Anthonomus grandis* равен 60—70% (Pierce); минимум относительной влажности, необходимый для жизни и развития комаров, равен, в процентах, для *Anopheles fuliginosus* 38—40, *Culex fatigans* 43—45, *Anopheles subpictus* 55—58, *A. culicifacies* 57—63 (Mayne); личинки *Calandra oryzae* выносят при своем развитии лишь 10%-ю влажность в зерне (Dendig и Elkington, Imms); обратно, оптимум для личинок *Drosophila* лежит около 100% (Elwyn), также и для *Lucilia* (Dewitz); рост личинок *Tenebrio* совершается при «нормальных» 12% воды в «сухой» муке (Berger), но они в воздухе с 90 и 95% влажности поглощают каким-то способом воду из атмосферы (Mellanby); причем считается, что это скорее исключение, ибо большинство насекомых не поглощает воды даже из насыщенной ею атмосферы (Buxton, Cook). Свообразно, что гни *Toxoptera* развиваются при 26° с одинаковой скоростью при 37, 50, 70, 80 и 100% влажности; эта независимость от влаги окружающего воздуха обусловлена, очевидно, обилием воды в их пище (Headlee). Длительность жизни имаго *Phlebotomus papatasi* повышается с повышением влажности при всех температурах, но личинки гибнут даже при насыщенной влажности, если нет капельной воды (Theodor). Увеличение объема яиц, особенно отложенных на живые, содержащие и испаряющие воду ткани растений, наблюдается во многих случаях; так, например, отмечено, что набухание яиц за время их эмбрионального развития у *Notostira erratica* связано с поглощением воды из среды, частью же с образованием воды метаболической через окисление жиров тела; объемное увеличение яиц пропорционально прибавлению веса от всасывания воды (Johnson).

Второй источник пополнения водного запаса тела — вода метаболитическая, образующаяся как продукт обмена, — особенно важен для

насекомых, питающихся исключительно сухой, а в иных случаях почти или практически лишенной воды пищей, каковы, например, гусеницы платяных молей *Tinea*, *Tineola*, *Trichophaga*, восковой моли *Galleria*, личинки жуков *Anobium*, *Anthrenus*, *Plinus*, *Tenebrio*; насекомые эти, кроме того, живут преимущественно в сухой атмосфере человеческих жилищ. Источником воды для этих личинок, обыкновенно сочных, должны служить прежде всего их пищевые вещества — кератин волос, клетчатка деревянных изделий, жиры воска, углеводы муки; они, подвергаясь в теле гидролизу, а затем дегидратации, должны давать, в частности, и воду (Berger, Biebermann, Зибер и Метальников). В опытах с *Galleria* при ее искусственном кормлении воск мог быть заменен не только углеводами, но и водой; обратно, вода могла быть заменена воском; вероятно, она получается через окисление алкоholes воска (Зибер и Метальников). Личинки *Tenebrio* при питании практически совершенно сухой мукой и отрубями теряют в весе, но неделями, вплоть до смерти, сохраняют свою сочность (Buerger); при голодании в течение месяца они удерживают при относительной влажности воздуха от 0 до 60% и при 23—30° содержание воды тела приблизительно на одной высоте, очевидно, вырабатывая ее через расщепление углеводов муки, главным образом, крахмала (Buxton); в «нормальном» состоянии личинки эти содержат воды 49.8% живого веса; высушенные до 52.6%, первоначального веса они оживают; вес потерянной воды оказывается большим, чем средний вес воды, содержащейся в теле; это наблюдение при расчете, что 100 г жира при сгорании дают 107.1 г воды, то же количество крахмала дает 55.1 г и белка — 41.3 г воды, указывает на образование метаболической воды, вероятно, из жиров тела; высушиванию мешает хитин покрова (Hall). У куколок *Ephestia* при потреблении жиров даже в сухой атмосфере ассимиляция их может привести к увеличению веса через образовавшуюся метаболическую воду; тем более это может произойти при высокой окружающей влажности, когда не исключена возможность и поглощения воды через покровы (Кожанчиков).¹

Вода тела личинок усача *Callidium sanugineum*, питающихся сухой древесиной, несомненно является продуктом расщепления последней; вес азота в теле личинок равен 4.367%, в древесине 0.494%; необходимое для этого накопления количество съедаемой древесины при содержании в ней 11.43% воды было бы при соответствующем использовании воды недостаточным, чтобы доставить 58.15% воды тела личинки; недостаток возмещается, несомненно, на счет расщепления клетчатки и настолько энергично, что экскременты личинок содержат еще 10% воды (Grandis и Muzio).

Однако во всех описанных случаях не исключена возможность и прямого поглощения пара воды из атмосферы, и провести точную границу

¹ При сгорании веществ в организме получаются углекислота и метаболическая вода; поэтому потеря веса при полном испарении в сухой атмосфере равна сумме весов воды и углекислоты; во влажной же атмосфере из общей потери веса надо вычесть вес неиспарившейся воды; последний при сгорании углеводов равен 0.55 г воды на грамм углевода и при триолеиновом жире — 11 г воды на грамм жира; образование и задержание воды компенсируют потерю веса (Кожанчиков).

между выработкой метаболической воды и получением ее из воздуха можно на опыте только путем совершенного высушивания последнего; в живой природе таких условий нет, и поэтому можно с определенностью допустить, что одной синтетической — метаболической воды, получающейся при метаморфозе пищевых веществ, никогда не бывает достаточно.

§ 107. Отдача воды. — Процесс отдачи воды наружу — дегидратация тела — мыслится прежде всего как функция экскреторных органов, затем как функция наружного покрова — перспирация и как функция дыхательной системы, в виде респирации; наконец, убыль свободной воды в теле может быть результатом связывания ее коллоидами или химическими процессами, например при гидролизе.

Обеднение водой, или дегидратация, насекомого совершается с большой легкостью и может достигнуть очень высокой степени. Нормальная отдача воды совершается на 1 кг пчел за сутки в виде 15—20 г воды и за час 0.66—0.8 г (Steidle, Zander). Так же «нормально» личинки саранчи *Locusta migratoria* за час пребывания на солнце теряют до 4.1, а на солнце и на ветру даже до 9.6%⁰ веса; за весь день они теряют почти половину своего веса; ночью происходит восстановление (Стрельников). Нормально и почти всегда дегидратация происходит в течение последних стадий метаморфоза; так, для жука *Popillia japonica* потеря веса от личинки до имаго равна половине веса первой, причем при выходе из куколки теряется две трети веса куколки; эта потеря совершается, главным образом, на счет воды: воды в личинке 78, в куколке 74 и в имаго 66%⁰ (Ludwig, Ludwig и Landsman). Обычно понижение содержания воды перед зимовкой и диапаузой: летом личинки *Chortophaga* содержат до 79%⁰ воды, перед зимовкой — 65, а при возобновлении активной жизни — снова до 75%⁰ (Bodine).

В условиях опыта¹ способность сопротивления потере воды у разных насекомых различна: личинки *Leptinotarsa*, *Popillia* (Ludwig, Ludwig и Landsman), *Tenebrio* (Buxton), *Ephesia* (Speicher), *Rhodnius* (Buxton)

¹ Как в природных условиях, так и в условиях опыта величина испарения является результатом температуры, влажности, атмосферного давления и движения воздуха; однако при сходных условиях и сходных реакциях со стороны насекомых нельзя брать величину испарения показателем всех условий среды (Shelford); при применении эвапориметра его показания недостаточны для понимания водообмена (Lathrop): в нем испарение совершается иначе, чем в организме (Уваров). При учете результатов опыта необходимо также принимать необходимые от высушивания факторы голодания. *Chortophaga* при данной температуре выживают при голодании 5—6½ дней независимо от влажности (Ludwig); выживание личинок *Popillia* зависит от влажности, они выживают при 0%⁰ меньше 4 дней, а при 82%⁰ — 23 дня; их смерть наступает, когда содержание воды в теле упадет с 81 до 55—59%⁰ (Ludwig). При выключении всех факторов, кроме потери воды, срок выживания должен быть обратно пропорционален недосыщению; но вследствие того, что колебания температуры влияют и на скорость обмена и на скорость потери воды через дыхальца, это отношение редко реализуется на практике; настоящей мерой силы испарения может служить произведение времени на недосыщение, и при данном содержании в воздухе воды оптимальные условия для выживания оказываются в некоторой температурной зоне, где это произведение является наименьшим (Mellancy)

в общем гибнут, когда содержание в них воды с 75 падает до 60%; *Chorthophaga* гибнет при 56—59% (Ludwig); *Termopsis* с нормальным содержанием в 74—80% гибнет, когда оно падает ниже 68% (Cook и Scott). Голодающие личинки *Porilia* при влажности от 0 до 5% живут 4 дня, при 56% — 12 дней, при 96% — 26 дней; в двух первых случаях смерть наступает от высыхания, в последнем — от голода; личинки погибают, когда содержание в них воды падает до 53 и 55% (Bellucci). Личинки жука-носорога, высушиваемые над серной кислотой при 16°, погибают через 8 дней при потере до 58 6/10 веса или 26 6/10 воды в теле; черные тараканы при тех же условиях через 30 дней теряют до 51% веса тела и до 50% воды в нем (Нагорный). В эксикаторе над серной кислотой с мукой, высушенной при 105°, личинки *Tenebrio* живут до 4 недель; содержание воды в них держится вплоть до смерти довольно постоянным, но после смерти высыхание наступает очень быстро; обнаружена при этом потеря и в сухом веществе (Berger); те же личинки в абсолютно сухом воздухе теряют 52 6/10 веса через 1 084 часа; несмотря на то, что при этом повышается процентное содержание воды в теле, они живут после такого высушивания два дня (Hall)¹. Яйца саранчевых могут быть высушены без потери жизнеспособности до 51% исходного веса (Parker); имаго *Leptinotarsa* до 50%, но имаго жука *Cotalpa* только до 25%, а *Lachnosterna* лишь до 15% (Breitenbrecher). Нижний фатальный порог относительной влажности воздуха для *Bruchus obtectus* равен 1%, хотя оптимум равен 80—89% (Headlee); для *Collembola* нужна насыщенная влажность при 0% *Isotoma* и *Tomocerus* гибнут в 20 минут, при 50% выживают не более часа (Davies); куколки *Drosophila* при 61 66% вымирают более чем на 12 3/10 (Elwyn); для созревания яиц *Prodenia* нужно более 70% (Janisch); то же для тлей 80 до 100% (Petersen); для *Schistocerca* столько же (Bodenheimer); на куколок *Herse quinquemaculata* даже 0% якобы не действует совершенно (Helfly). Все эти наблюдения пока не допускают обобщений. Из еще более резких примеров можно привести следующие. Личинки *asyhelea* сохраняются в способном к оживлению, но в почти совершенно безводном состоянии до двух недель; окончательно полное высушивание убивает их через три недели (Gelei, Sebess von Zilah). Гусеницы *Alyria* в абсолютно сухом воздухе теряют до 55% веса тела через 70 часов, при этом они еще сохраняют подвижность, несмотря на сильное сморщивание тела (Caldwell). Личинки *Trogoderma* выжили без воды и без пищи якобы пять лет (Marshall, Wodsdalek). *Zootermopsis angusticollis* теряет в сухом воздухе воду тела весьма быстро и гибнет, восстановление воды из атмосферы невозможно, и она получается и поступает только из пищи (Cook и Scott). Количество воды в теле самки *Anopheles* колеблется в зависимости от гонотрофических циклов; в сухой атмосфере они гибнут (Sella, Виноградская) и при высыхании выдерживают сильное повышение осмотического давления в гемолимфе; при достаточной влажности воздуха воды, поглощенной в составе плазмы крови, достаточно на все время гонотрофического цикла, но при

¹ Это обстоятельство может быть объяснено отдачей образовавшейся за время опыта метаболической воды.

влажности ниже 20 и 10% и температуре около 30° необходимо дополнительное принятие воды (Беклемишев и Детинова). Для *Culex fatigans* при 27° необходимо не меньше 48% влажности (Gill). Голодающие *Rhodnius prolixus* во влажной атмосфере теряют одинаковые количества воды и питательных запасов, в сухом же воздухе — главным образом воду (Buxton). У голодающего постельного клопа потеря воды во влажной атмосфере относительно больше, чем в сухой, что обусловлено, может быть, сравнительно большой поверхностью тела насекомого (Mellanby).

Изо всех этих и им подобных опытов сделано между прочим заключение, что ксерофильные насекомые отдают воду медленнее, чем насекомые гидрофильные (Caldwell).

Ход отдачи воды в зависимости от окружающей влажностей более точных числах дан для куколок молочайного бражника в течение их зимовки: при 91% влаги и 20° потеря воды на килограмм веса за час равна 10 мг, при высшей влажности она меньше и при 99% достигает нуля; при 80—90% она доходит до 20 мг, при 80—48% держится около 20 мг и при 0% равна 55 мг на килограмм за час (Heller). В табл. 28 дана потеря веса при развитии куколок сиреневого бражника в зависимости от температуры и в связи с выделением воды и углекислоты, в миллиграммах на килограмм в час при высокой влажности. Очевидно, что при этих условиях потеря веса

Таблица 28

Температура	Потеря веса	Выделение воды	Выделение углекислоты
3°	320	320	10
3—4°	330	310	4
4—7°	450	420	7
7—9°	590	520	9

происходит почти исключительно за счет выделения воды и регуляция ее отдачи отсутствует (Tauschert). Исследование испарения воды у *Periplaneta americana* и влияния на этот процесс температуры, влажности и движения воздуха показало, что тело этого таракана относится к испарению почти совершенно, как чисто физическая система; дыхальца можно закупоривать парафином, тело замазывать шеллаком и делить таким образом дыхательный аппарат на две половины; испарение с поверхности тела осложняется тонким слоем жироподобной обмазки, резко изменяющей свои свойства при 30° (Ramsay).

Все приведенные факты и им подобные указывают на существование в организме воды, в различной степени с ним связанной (§ 104). По поводу насекомых, питающихся сухой пищей и живущих в условиях малой влажности, встает вопрос о способности их удерживать и связывать воду в тканях путем адсорбции воды коллоидами, ибо коллоиды удерживают воду, как пленку, на своей поверхности (§ 104). Этот вопрос решен положительно на амбарном долгоносице *Sitophilus granarius*, живущем на сухой пшенице с содержанием влаги меньше 9% (Robinson): в отношении между общим количеством в жуке воды и ее свободной и адсорбированной частью

около 50% воды оказалось адсорбированной коллоидными поверхностями (Robinson).

Высокая степень дегидратации организма ведет к понижению всех функций обмена, и при некотором минимуме содержания воды, специфичном для каждой данной формы или вида, жизнь в нем замирает почти совершенно, переходя в состояние а н г и д р о б и о з а.¹ Всушивание увеличивает также депрессию метаболической деятельности, вызванную голоданием (Caldwell). Наоборот, ночное усиление деятельности многих насекомых, вероятно, зависит от повышенной влажности воздуха и ее воздействия на потерю воды телом (Neches). Общие явления депрессии жизненных функций приводят к мысли об изменении в самом субстрате жизни — протоплазме — вследствие понижения ее лабильности через повышение вязкости в результате отнятия протоплазматической воды. Вязкость протоплазмы нарастает со степенью понижения гидратации, и величина температурного коэффициента биологических процессов связана с вязкостью реагирующих фаз живой материи (Bělehrádek и Mladek).

Различной степенью прочности связи тканевых веществ с водой, видимо, объясняются многие явления обмена при холодостойкости, диапаузе и метаморфозе. Если принять организм за некоторую физическую систему, то испарение воды телом несомненно и прежде всего стоит в прямой зависимости от дальтонова правила о связи между потерей воды через испарение и недосыщением ее парами в окружающем воздухе (Buxton); недосыщение d определяется из формулы $d = ps - p$, где p равно давлению при данной влажности, а ps равно предельному насыщению воздуха, в миллиметрах давления; связь недосыщения с относительной влажностью следует из формулы $d = ps - r \cdot ps : 100$, где r представляет относительную влажность. Обратное поглощению воды потеря ее через испарение и скорость отдачи ее из тела в атмосферу в известных пределах пропорциональна недосыщению его воздуха.² Но, конечно, эта закономерность точна не при всякой температуре, ибо испарение у насекомого происходит главным образом через трахейную систему (Gunn, Mellanby), внутри которой вентиляция колеблется в зависимости от интенсивности

¹ Вопрос о том, может ли ангидриобиоз, то есть анабиотическое состояние при высокой дегидратации, достигать степени перерыва всех функций и, следовательно, «перерыва» жизни при возможности обратного ее «восстановления», или же это состояние представляет собою лишь крайнее понижение функций — ги́побиоз, этот вопрос имеет, конечно, первостепенное теоретическое значение, но отнюдь не решается на энтомологическом материале.

² Для выражения пропорциональности между величиной испарения и недосыщением влагой воздуха предлагается также формулировка в виде $V = a \cdot E(100 - H) + c$, где V — скорость испарения, E — давление водяного пара в насыщенном им воздухе при данной температуре, H — относительная влажность, a и c — константы; в эту формулу следует внести еще фактор активной регуляции испарения в избыточно сухом воздухе, которая вовсе не является чисто физической, ибо температура воздуха действует тройко: путем изменения недосыщения, путем изменения давления паров воды находящейся внутри тела, и путем влияния на обмен веществ; всего существует пять типов транспирации (Koidsumi).

обмена веществ и от внешней температуры (Hazelhoff), а кроме того, регулируется нервной системой, в свою очередь находящейся под теми же влияниями. Так, отношение потери воды к общей потере веса у черного таракана при различных температурах не пропорционально недосыщению воздуха; наибольшая масса воды выходит через дыхальца; выше 30° потеря воды особенно сильна, что может быть объяснено вероятно сменой дыхательных механизмов (Gunn). Скорость высыхания у тараканов черного, прусака и *Periplaneta americana* при разных температурах различна; но при 30° в совершенно сухой атмосфере все три вида теряют через испарение около 6 мг воды на каждый миллиграмм потребленного кислорода в данную единицу времени (Gunn). Максимальное выделение воды черным тараканом при температуре выше 30° достигает 0.04 г в час (Neches). Числовые данные, полученные из наблюдений над смертностью блохи *Xenopsylla* (Martini и Bacot), клопа *Oxycarenus* (Kirkpatrick) и яиц *Melanoplus* (Parker), приводят к выводу, что смертность этих насекомых вполне зависит от испарения при недосыщении, ибо обмен веществ повышается в прямой связи с недосыщением воздуха (Buxton). С другой стороны, наблюдения над влиянием температуры и влажности на развитие яиц *Habrobracon* дают повод думать, что прямой зависимости между недосыщением и течением биологических процессов, которую можно было бы признать за закономерность нет (Maercks, Кожанчиков).

Влияния многих факторов, физических и физиологических, предостерегают от упрощенного применения дальтонова правила. Одним из факторов является увеличение скорости диффузии при повышении температуры: при данном недосыщении испарение ожидается большим при высоких температурах (Ramsay); при краткосрочных опытах яйца *Lucilia* теряют воды больше, пропорционально недосыщению, при 22°, чем при 14° (Evans); подобным же образом у куколок *Milionia* испарение на единицу недосыщения повышается с температурой (Koidsumi). Та же высокая температура повышает проницаемость кутикулы по отношению к воде; этим также могут объясняться только что приведенные опыты, а особенно наблюдение над тараканом, состоящее в том, что выше 30° у него наступает резкое повышение испарения, обусловленное изменением свойств маслянистой кожной смазки на кутикуле (Ramsay). Весьма сильно вмешательство испарения через дыхальца: из опытов с замазыванием их вазелином при открытой остальной поверхности тела, или наоборот, вытекает, что, например, у куколок *Bombyx mori* через дыхальца совершается более 66% общей потери воды, а у взрослого саранчового *Gastri-margus* — до 70%, причем испарение через поверхность идет преимущественно через межсегментные перепонки (Koidsumi). Затем, увеличение скорости тока воздуха над тараканом мало влияет на испарение с поверхности, но заметно увеличивает испарение из трахей, вероятно создавая внутритрахейные вихри (Ramsay); то же наблюдение сделано и на куколках *Milionia* (Koidsumi). Прием пищи, общее возбуждение, движение, созревание яиц, обычно сопровождаемые открыванием дыхалец сверх нормы, повышают и испарение: при 20° и при постоянстве недосыщения воздуха таракан в покое теряет воды через испарение в час 3.9 мг, а при возбуждении 6 мг (Ramsay); в то же время наступает повышение вентиляционных движений (Koidsumi). Отклонения от дальтонова правила бывают при крайне сухом воздухе: у зимующих *Chortophila* потеря воды падает при недосыщении выше 20 мм ртутного столба (Bodine); у куколок *Milionia* при 20° подобный перерыв в испарении наступает при 11 мм ртутн (Koidsumi); для этого явления предлагаются два объяснения: или активная регуляция в виде более тщательного закрывания дыхалец наступает лишь при очень низких влажностях (Koidsumi), или водяной пар выделяется из трахей столь быстро, что трахейный воздух ос-

тается сравнительно сухим, и скорость, с которой вода диффундирует сквозь трахейные стенки, является фактором ограничения потери воды, причем предел сухости, при котором устанавливаются эти отношения, вполне специфичен (Mellanby). При крайней влажности наблюдаются также отклонения от дальтонова правила (Buxton): те же куколки *Millonia* теряют в очень влажной атмосфере, особенно при высокой температуре, воды меньше, чем ожидается; личинки *Tineola* и *Tenebrio* (Mellanby), также *Chortophaga* (Ludwig) даже увеличивают содержание воды и увеличивают вес на 10—25% даже при голодании; эти примеры, схожие с поглощением воды гигроскопическими веществами, зависят от относительной влажности, а не от степени недосыщения (Mellanby), и у *Chortophaga* этот захват влаги прекращается только при относительной влажности ниже 82 (Ludwig), а у *Tenebrio* — ниже 88% (Mellanby); это явление, повидимому, представляет активное поглощение воды, может быть, в трахейных окончаниях (Mellanby); впрочем таких фактов не наблюдается на *Cimex* (Mellanby), на *Termopsis* (Cook и Scott) и личинках *Popillia* (Ludwig и Landsman) даже в насыщенной парами воды атмосфере.

Как уже отмечено, необходимо вопросы о влиянии влажности на биологические процессы поставить в связь со свойствами самой протоплазмы и в первую очередь с изменениями ее вязкости: длительность жизни и ее колебания являются функциями производными от этих свойств и процессов в протоплазме, подвергающейся влиянию воды и влажности в виде ее паров при разных температурах (Bělehrádek). Впрочем к этому представлению вводится поправка: реакции насекомых на изменения влажности не однообразны; данные о постоянстве воды в теле личинок *Tenebrio* при разной влажности (Schulz) и доводы о поддержании этого постоянства (Кожанчиков) показали, что длительность жизни не связана непосредственно с изменениями количества воды в организме, но прежде всего стоит в связи с расходами энергии на гигрорегуляцию и только при недостаточности последней становится в зависимость от вязкости протоплазмы (Buxton).

§ 108. Водный баланс и гигрорегуляция. — Регуляция поступления и отдачи воды мыслится прежде всего как форма реакции со стороны дыхательного обмена, всасывания через кишечник, экскреции через мальпигиевы сосуды, перспирации через покровы и, наконец, и вероятно главным образом, путем освобождения и поглощения воды метаболической — реакции, ведущей к восстановлению водного баланса. Таким образом, регуляции могут быть физико-химического и биохимического характера. Существование регуляции водообмена доказывается и прямыми наблюдениями и косвенными соображениями. Прежде всего наличие регуляции ясно из факта значительного постоянства осмотического давления в плазме гемолимфы (§ 61). На такую же регуляцию указывает факт быстрого высыхания убитых насекомых — мелких форм в течение нескольких минут, — в то время как живые особи тех же видов при той же обстановке сохраняют сочность тканей неопределимо долго; у мелких *Machilidae*, бегающих по сильно нагретым на солнцепеке скалам, конечности и усики обламываются почти непосредственно после умерщвления. Наличие регуляции доказывают и перечисленные выше случаи длительного переживания при крайнем обезвоживании тела; к приведенным примерам можно прибавить, что гусеницы *Tinea pellionella* и *Ephestia kühniella* в безводной атмосфере и при пище лишь с 5—10% воды сохраняют в теле 50 и даже

80% воды (Buddenbrock) и что постельный клоп после высушивания восстанавливает нормальный водный баланс тела путем большего, чем обычно, удержания воды из первого после опыта приема пищи и поэтому нормально живет в атмосфере любой сухости и температуры, лишь бы был обеспечен частый прием пищи (Mellanby).

Водный баланс у насекомых нарушается обычно в сторону высыхания, и удержание в теле воды является поэтому важнейшей их жизненной задачей, как и вообще у мелких сухопутных животных (§ 104). Однако у некоторых форм, живущих в очень сухих условиях, баланс может быть нарушен и в обратную сторону: личинки *Tenebrio*, способные поддержать содержание воды без изменения даже при месячном голодании в абсолютно сухом воздухе (Berger, Buxton), при помещении их в умеренно влажную атмосферу в 70% и при 30—37° оказываются бессильными избавиться от метаболической воды, содержание которой в их теле нарастает необычайно (Mellanby); следовательно происходит замещение свободной, испаряющейся воды на воду метаболическую, так как при высушивании относительное содержание воды сохраняется (Berger); указанное почти постоянное отношение веса воды к весу тела выдерживается даже при полном голодании и при влажности воздуха от 0 до 60% (Buxton). У гусеницы *Tineola* при ее голодании в 90% относительной влажности также нарастает содержание воды в теле (Mellanby).

На регуляцию со стороны дыхательного обмена указывает тот факт, что максимум выделения воды у таракана при 40—45° совпадает с максимумом ритма дыхательных движений, в то время как при 15—25°, несмотря на изменения в дыхательном ритме, количество выделяемой воды постоянно и равно 3.5 мг в час на грамм тела; второй максимум выделения воды лежит около 5—15°, то есть ниже оптимальной температуры; природа воды во время этого максимума, при подавленном дыхательном ритме, вероятно метаболическая вследствие увеличения интенсивности обмена; ниже 5° и даже при 0° все же наблюдается некоторое выделение воды (Кожанчиков). Упрощенная диффузионная схема дыхания осложняется регуляцией водообмена и необходимостью удержания воды, ибо, повидимому, все же главная отдача воды происходит через трахейную систему и дыхальца (Gunn, Mellanby); в особенности деятельность дыхалец заметна при транспирации в зависимости от температуры; поэтому функция дыхалец является не только дыхательной, но и к о н т р о л ь н о й при водообмене; до половины водного обмена происходит через дыхальца (Green). С этой точки зрения затворы дыхалец представляют собой клапаны, главное значение которых заключается в регуляции отдачи воды; так, взрослая блоха *Xenopsylla* с хорошо развитыми клапанами, гораздо более вынослива к высушиванию, чем ее личинка, лишенная клапанов (Mellanby); при повышении температуры скорость отдачи воды имеет тенденцию повышаться очень сильно в соответствии с высушивающей силой воздуха (Gunn), и если насекомое в покое держать все время с открытыми дыхальцами, помещая его в атмосферу азота или углекислоты, то скорость потери им воды возрастает очень сильно (Mellanby). Связь открывания дыхалец с потерей

воды ясна из измерения испаряемой воды у *Xenopsylla* (Mellanby): от действия 5%-й углекислоты дыхальца держатся открытыми, причем отдача воды удваивается; при тех же условиях у личинок *Tenebrio* скорость отдачи воды увеличивается с 0.051 мг в час в чистом воздухе до 0.125 мг при 5% углекислоты, а после четырехмесячного голодания, в результате которого напряжение дыхания понижается настолько, что дыхальца открываются реже, отдача воды с 0.015 мг в час на воздухе повышается до 0.111 мг при 5% углекислоты в этом воздухе (Mellanby); ксерофильный в общем *Rhodnius* погибает в три дня в сухой атмосфере, если его заставить держать дыхальца открытыми (Wigglesworth и Gillett); вообще у сухолюбивых форм, например у *Buprestidae*, дыхальца устроены гораздо более целесообразно для предотвращения потери воды, чем у форм гигрофильных (Bergold).

На ту же регуляцию, но уже со стороны интимного метаболизма, указывает, например, наблюдение, что реакция куколок *Ephestia* и озимой совки на влажность среды заключается в изменении степени окислительных процессов, которые в известной и иногда значительной степени компенсируют потерю воды (Кожанчиков). По этому поводу не лишне отметить, что у позвоночных животных отношение количества выделяемой воды к потребляемому кислороду дает при определенной температуре постоянную величину; эти константы для гомеотермных животных при термической нейтральности приблизительно одинаковы; но с ростом количество воды изменяется, снижаясь у старых животных до двух раз; этим последние приближаются к пойкилотермным животным; такая усиленная отдача воды возникает через отдачу метаболической воды, получающейся через окисление (Kaiser). Наличие активной реакции — в виде гигрорегуляции — на содержание воды в окружающей среде доказывается на куколках *Ephestia* данными табл. 29, в которой числа суммы расхода даются за все кукольное развитие на 1 г живого веса, а расход энергии вычислен по средним числам для углекислоты, при допущении, что 1 куб. см газа эквивалентен 5.3 малой калории, а вычисление расхода воды сделано из расчета, что 1 куб. см углекислоты пропорционален 0.78 мг метаболической воды и что разность между потерянной водой и водой метаболической дает потерю воды протоплазмой (Кожанчиков).

Таблица 29

Темпера- тура	Потеря воды, в мг						Расход энергии в малых калориях		
	метаболической			протоплазпатической					
	влажность, в %						влажность, в %		
	35	60	80	35	60	80	35	60	80
15°	347	159	338	0	0	79	5084	1083	2641
20	201	133	341	0	83	0	1456	908	2352
25	165	117	126	41	118	0	1133	797	1549
30	329	73	126	454	95	47	2250	564	862

Обратно, отсутствие гигрорегуляционной реакции на влажность и температуру среды видно из табл. 30, приводимой для куколки озимой совки при тех же расчетах (Кожанчиков); интересно при этом, что *Ephestia* является формой ксерофильной, а совка гигрофильной. На подобные же

Таблица 30

Темпера- тура	Потеря воды, в мг						Расходы энергии в малых калориях		
	метаболической			протоплазматической					
	влажность, в %						влажность, в %		
	35	55	80	35	55	80	35	55	80
15°	158	255	151	40	0,4	33	1153	1959	1103
20	130	169	65	115	54	0	951	1304	487
25	98	—	83	104	245	145	758	807	699
30	106	51	56	252	396	67	761	355	414

явления указывают и следующие данные. Так, потеря веса при голодании личинок *Tenebrio* зависит от окружающей влажности и температуры; при голодании расходуются преимущественно жиры, менее белки и углеводы; количества и способ расходования веществ таковы, что потеря углерода выравняется образованием метаболической воды; потеря же воды в первом приближении пропорциональна дефициту насыщения влагой воздуха; при 23° достигается некоторое равновесие, так что отношение сухого вещества к содержанию воды остается постоянным (Mellanby).¹ Тем не менее сохранение совместимого с жизнью баланса воды у многих насекомых осуществляется в весьма широких пределах его колебаний; в крайне сухой атмосфере возможны обширные потери воды без отмирания, в излишне влажной атмосфере существование других форм вполне зависит от экскреции воды через мальпигиевы сосуды и жидкие экскременты (Buxton).

Гигрорегуляция разной формы имеет определенные границы своего осуществления. Так, если принять, что иссушение насекомого происходит преимущественно с поверхности тела, то окажется, что лишь крупные насекомые способны активно регулировать свое высыхание; при тепловой смерти мелкие насекомые погибают вне зависимости от условий влажности, ибо поверхность их относительно слишком велика, а запасы воды малы; крупные же формы характеризуются некоторой оптимальной влажностью в области термического предела и способны регулировать испарение (Buxton, Mellanby). Приводится между прочим следующий расчет: черный таракан в 1 г веса имеет поверхность тела в 8 кв. см; если

¹ Полное окисление 100 г жира дает 107 г воды; считается, что этот путь является главным у насекомых, живущих на совершенно сухой пище, вроде *Tenebrio* (Buxton) и *Tineola* (Babcock); высказывается предположение, что подобные насекомые для возмещения потери ими воды при высыхании могут увеличить скорость своего общего обмена (Buxton); но это сомнительно, ибо повышение общего обмена необходимо повышает дыхание, а с ним и отдачу воды (Mellanby).

при нагревании до 45° температура его тела равна 40° , то тело его должно поглощать 40 малых калорий в 1 час; чтобы сбалансировать эту температуру, насекомое должно терять в час 80 мг воды, то есть 8% своего веса; платяная же вошь при весе в 3 мг и с поверхностью тела в 18 кв. мм поглощает при тех же условиях 1 малую калорию в час, что требует для регуляции 2 мг воды, то есть 70% веса ее тела (Mellanby); таким образом, при водном обмене и терморегуляции абсолютная величина тела имеет первостепенное значение. К этому наблюдению приводится дополнение, именно: выделение воды у таракана при повышении температуры идет постепенно, но при 25° делает резкий подъем и, очевидно, понижает при этом температуру тела; при 30° оно достигает максимума, в 0.04 г за час, и при дальнейшем повышении температуры не увеличивается: наступает смерть от перегрева (Necheles).

С другой стороны, принимают, что выход воды из тела в виде пара происходит почти нацело через трахейную систему и лишь при высоких температурах также и через покровы; при закрытых дыхальцах трахейный воздух насыщается водой, а часто остается таким также и при открытых дыхальцах; в сильно сухой атмосфере он становится несколько суше. Отношение сухого вещества и связанной воды в теле к воде свободной не может быть причиной «сухостойчивости» насекомых; наилучшей защитой против высыхания являются, повидимому, механические приспособления к закрыванию дыхалец и задержание воды в прямой кишке, из которой экскременты выделяются совершенно сухими; потеря воды в воздухе разной влажности оказывается приблизительно пропорциональной величине недо-сыщения водой воздуха (Mellanby). Наконец, высказывается осторожное мнение, что вообще при обсуждении баланса водообмена необходимо принимать и перспирацию через покровы, и респирацию через дыхальца, и осмотическое давление гемолимфы и что насекомые могут быть поделены на три группы по приспособлениям к защите от высыхания через понижение перспирации на формы с полной и неполной защитой и совершенно лишенных этой защиты (Kuehnelt). В общем же нельзя не признать, что процессы гигрорегуляции, главное значение которой заключается все-таки в способности удерживать воду в организме, рассматриваются большинством (Headlee, Tauschert, Schulz, отчасти Buxton) лишь грубо механически, в виде зависимости испарения от поглощенной воды, от удержания воды внутри организма и от снижения ее испарения с поверхности тела без учета процессов окислительных, необходимо подлежащих учету (Кожанчиков).

Процессы водообмена и гигрорегуляции самым интимным образом связаны с течением индивидуального развития и метаморфоза; эти отношения ближе рассмотрены в главе о развитии.

Изучение водообмена в организме чрезвычайно осложняется наличием полимеров воды, а особенно — изотопов водорода и кислорода и связанной с ними множественности форм воды. Вода есть сложная равновесная смесь численно и структурно разнообразных молекул и молекулярных агрегатов,

построенных из гидроля — H_2O , представляющего, в свою очередь, переменную смесь изотопных соединений кислорода и водорода (Фрицман). Из полимеров воды тригидроль находится главным образом во льду, дигидроль является обычной составной частью жидкой воды, а моногидроль находится в ее парах; удостоверено, что рост *Protozoa* и фотосинтез у *Spirogyra* повышается в среде, богатой тригидролем; наоборот, большое содержание в воде моногидроля тормозит развитие; молекулы тригидроля действуют на биологические процессы, повидимому, каталитически; при таянии льда в весенней воде много тригидроля; этим можно объяснить весеннее оживление водной жизни (Barnes).

Вопросы о значении в жизни насекомых как полимеров воды, так и тяжелой воды еще почти не затронуты; есть лишь наблюдение, что примесь к пище *Drosophila* тяжелой воды в количестве 75 г на 100 г пищи убивает личинок в несколько дней; при дозе в 51.5 г на 100 г пищи мухи теряют способность к размножению (Schmidt — Nielsen).

Разумеется, настоящее замечание или оговорку можно с одинаковым правом поставить в любую из глав общей физиологии, разрабатывающихся на основе данных химии, в частности биохимии, которой предстоит под влиянием учения об изотопии перейти на необходимо более широкое русло явлений; но наиболее такая оговорка уместна здесь, ибо вода и ее обмен есть первая основа всего живущего.

Минеральный обмен

§ 109. Вводные положения. — Несмотря на сравнительное обилие сведений по элементарному неорганическому составу тела насекомых (§§ 6 и 7), сведений по минеральному, солевому или зольному обмену в нем немного. Работы последнего времени (Вернадский, Виноградов) выяснили необычайно важное значение небиогенных, или минеральных, элементов в жизни организма и указали между прочим на существование связей между видовыми особенностями организма и его зольным составом (§ 61); эти весьма далеко идущие заключения и факты, связанные по их смыслу с видовыми особенностями аккумуляции тех или других членов менделеевской системы и с силами и биологическим значением такой аккумуляции, раскрывают широкие перспективы для исследования; но пока мы располагаем небольшим запасом сведений по минеральному обмену, добытых еще до развертывания этих перспектив. Микроэлементы входят в состав ферментов, через них многосторонне влияют на все процессы обмена и в том числе дыхания, а затем, несомненно, обуславливают тонкую структуру биокolloидов живой протоплазмы.

Значение минеральных элементов тела часто не дооценивается при рассмотрении функций обмена; беззольные организмы немыслимы; часть зольных элементов находится в активном соединении с органическими соединениями и прежде всего с белками протоплазмы; часть их циркулирует в подвижных активных жидкостях и соках полостей тела и обуславливает их осмотические силы; часть входит в состав более пассивных

скелетных образований. Особенно бросается в глаза явление аккумуляции или концентрации организмом насекомых разных элементов далеко за пределы их содержания в окружающей среде и пище; его можно сравнить с отложением резервов из питательных веществ и с их временной или постоянной иммобилизацией; вопросы о механизме, причинах и пределах аккумуляции на насекомых не затронуты.

§ 110. Содержание неорганических элементов. — Перечисление элементов минерального состава тела насекомых и отчасти указания на количественное их содержание даны в § 7; по нахождению — общему зольному и частному, отдельных элементов, — можно прибавить к указанным следующие данные. Содержание золы в теле гусеницы тутового шелкопряда равно 9—11% у молодых гусениц и постепенно падает до 4% ко времени окукления, когда зола богата фосфатами магния, но калием беднее, чем раньше; последнее стоит в связи со значительным его зольным содержанием в это время в экскрементах и с выделением щелочной жидкости в начале плетения кокона; в куколке содержится 7—8% золы, и большое количество солей выбрасывается в составе имагинального мекония, который заключает от 3.3% золы у самца и 4.3% у самки; до 1.2% выделяется в составе шелка (Péligot); по более новым данным, в куколке тутового шелкопряда золы 5.8% сухого веса (Каширских). В яйцах этого шелкопряда содержится 3.6% солей, из них, в процентах: фосфорной кислоты 53.8, калия 29.5, магния 10.3 и кальция 6.4 (Péligot), кремния 12—16, железа 5—7, кроме них бор, цинк, титан, фтор, марганец, в сумме 19 элементов (Уваров).

Далее обращает на себя внимание ход содержания растворимых солей, преимущественно сульфатов и карбонатов, за время метаморфоза *Malacosoma americanum*: содержание растворимых солей в яйце быстро повышается, от 0.41 до 1.85% за 26 дней, затем до 2.9 и у новорожденных гусениц до 5.46%, у которых через пять дней после выхода из яйца оно падает до 3.52%; у гусеницы максимум содержания этих солей, в 7.37%, падает на время максимального веса; колебания их связаны с потреблением и нарастанием белков, жиров и углеводов; у гусеницы при активном питании содержание солей колеблется меньше, чем в яйце; у куколки и бабочки оно очень низко (Rudolfs). Содержание золы в гусенице *Deilephila euphorbiae* колеблется от 3.26 до 9.87% сухого веса и падает с ростом (Abderhalden); другие примеры изменений зольного состава даны в главе о развитии.

Из насекомых водного образа жизни содержание золы у личинок *Corethra plumicornis* равно, в процентах сухого веса, 4.76, у личинок *Trichoptera* 15.11, у *Gyrinidae* 1.70, у *Belostoma*, *Notonecta*, *Corixa* 6.39 (Birge и Juday). Зола личинок *Zygoptera*, всего 6.70% на сухой вес, состоит из: кремнекислоты 0.54, окиси железа и алюминия 1.48, фосфорной кислоты 1.50, извести 0.84, магнезии 0.03; тоже у *Sialis*, на общий вес в 4.86% сухого вещества, состоит из: кремнекислоты 0.33, окиси железа и алюминия 0.46, фосфорной кислоты 1.46, извести 0.16, магнезии 1.12; тоже у *Chironomus*, на общий вес в 5.14% сухого вещества, содержит: кремнекислоты 0.32, фосфорной кислоты 2.10, извести 1.30, магнезии 0.46 (Birge и Juday).

Характеристика минерального обмена по отношению к отдельным химическим элементам затруднительна из-за недостатка данных; значительное число последних приведено в § 7.

Калий у насекомых имеет, повидимому, то же значение что, натрий в жизни высших позвоночных; содержание калиевых резервов в общем различно в связи с образом жизни; так, у фитофагов оно значительно меньше; но вместе с тем исследование на жуках — сухопутных и водных фитофагах и водных хищниках — дало почти одинаковые величины (Drilhon и Busnel). Пять поколений нормальных *Drosophila* выведены на искусственной среде следующего солевого состава, в граммах: виннокислого аммония 0.1, K_2HPO_4 0.005, $MgSO_4$ 0.005 и воды 3; следовательно без хлористых натрия и кальция; контрольные опыты показали, что без калия или фосфора развитие невозможно, равно как невозможна замена калия натрием (Loeb). По другим данным, калий и кальций, прибавляемые к пище в виде их хлоридов, задерживают развитие *Drosophila*, но только в сильных концентрациях; отсутствие кальция в искусственной пище не оказывает влияния на развитие (Резниченко).

Вследствие того, что кальций лишь в редких случаях отлагается в нерастворимом виде в покровных, скелетных образованиях у насекомых, значение его в обмене у последних не столь заметно; однако его нахождение во всех тканях и особенно присутствие и даже преобладание в неорганической части экскретов указывают, что его значение не меньше, чем у позвоночных; но прямых фактов пока еще мало: указывают на вероятность большого значения кальция при эмбриональном процессе *Phasmalodea*, так как в мальпигиевых сосудах новорожденных личинок фосфорного кальция больше, чем неорганического кальция в яйце, то есть, что кальций в значительной мере связан с органическими веществами яйца (Pantel). Наличие углекислого кальция в эпителиальных клетках средней кишки у пчелы приписывается пищеварительное значение как активатора ферментативных процессов или нейтрализатора кислот (Koehler). Есть указание, в результате наблюдений на личинках *Syrphidae*, будто кальций может являться поглотителем углекислоты, освобождающейся при дыхательном процессе (Krueger), но оно лишено доказательств. У личинок *Stratiomyidae* известь получается с пищей и во время линек переходит в ямки на хитине покровов, где и выделяется; у личинок *Pericoma* известь получается из воды и выделяется во внутренних полостях «известковых» щетинок; известь в мальпигиевых сосудах личинок *Psychodidae* представляет, вероятно, продукт ее отщепления от органического вещества (Krueger); у личинок *Phytomyza* очень крупные клетки жирового тела, содержащие углекислый кальций — к а л ь ц и о с ф е р и т ы (Hennegu) — исчезают при окуклинии (Giard, Hennegu); специальная функция экскреции кальция приписывается ветвящимся железам женского полового аппарата у черного таракана (Bordas).

Железо представляет, по общему признанию, совершенно необходимый для жизни элемент; без ионизированного железа не образуется хлорофилл, без присутствия его в жабрах не может существовать ни одно беспозво-

ночное (Schneider); оно входит в состав ферментных систем; в организме обнаружены две железо-ферментных системы: одна, чувствительная к циановым солям и катализирующая газообмен, другая, менее к ним чувствительная и участвующая в анаэробном дыхании. Обмен железа до некоторой степени прослежен на личинках *Chironomidae*; как хищные, так и сапрофитные их формы или содержат самые разнообразные количества гемоглобина, или лишены его; поглощение железа из пищи совершается на всем пространстве средней кишки и не зависит от содержания гемоглобина; обмен железа между прочим выражается в образовании в клетках жирового тела зерен, содержащих железо, присутствие которого затемнено органическим веществом трудно определяемой природы, но не белком или липоидом; число и величина этих зерен не увеличиваются при пище с избытком железа; последнее наблюдение указывает, что это не простое отложение избыточного железа, но определенный метаболический процесс; обмен железа, повидимому, одинаково протекает у форм и с гемоглобином и без него; выделяется железо в секрете слюнных желез, мальпигиевыми же сосудами незначительно; из факта, что содержащее железо гранулы встречаются у обеих групп личинок — с гемоглобином и без него, — ясно, что железо идет не только на образование гемоглобина; подобная же содержащая железо зернистость отмечена у зрелых личинок *Anopheles* и *Tenebrio* (Harnisch).

Тот же вопрос об обмене железа также несколько освещен на домашней пчеле; источник его для взрослой рабочей пчелы — пыльца; сперва оно отлагается в эпителии средней кишки, затем в жировом теле; в последнем есть оно и у трутня, а у матки его в жировом теле даже много; в обмене железа участвуют и ректальные железы, но его нет в мальпигиевых сосудах; у молодых личинок оно находится в эпителии средней кишки, у взрослых кишечник свободен от железа, но его много у них в жировом теле; у куколок на четвертый и пятый дни жизни железо обнаруживается между мышечной и эпителиальной обкладками средней и тонкой кишок; в жировом теле железо вообще находится в виде мельчайших зерен и не в виде особого органического соединения, но в форме неорганической, лишь замаскированной каким-то белковым веществом; выделяется оно, может быть, и слюнными железами (Lotmar). Далее указывается, что колебания в содержании железа у гусениц тутового шелкопряда и личинок пчелы согласуются с содержанием цитохрома и совпадают с колебаниями содержания холестерина (Kojima). Наконец, уже давно высказано предположение, что эпителий задней кишки таракана обладает в качестве вторичной функции способностью регулировать обмен железа в организме: оно накапливается в нем, когда существует его избыток в полости тела, и распределяется якобы сообразно надобностям организма в этом металле (Cuénot); действительно, клетки задней кишки таракана содержат заметное количество железа (Метальников); оно происходит не из принятой до опыта пищи, но находится в кишечнике нормально и почти постоянно (Cuénot).

Медь обнаружена в золе многих насекомых, обнаружена она в частности и в гемолимфе (Muttkowski; §§ 60 и 73); но несмотря на тенденцию

этого автора связать медь с существованием у насекомых особенного дыхательного пигмента вроде гемоцианина, обмен и значение меди в организме насекомых пока остается невыясненным.

Так же мало исследован и обмен фосфора, несмотря на все более выясняющееся участие его в разнообразных молекулярных системах организма и в основных процессах обмена, например жиров, углеводов, газообмена, — участие, которое заставляет пристальнее всматриваться в содержание и ход этого элемента; старинные числа указывают, что в яйцах тутового шелкопряда много фосфора — до 53.8% веса их золы; листья тутового дерева содержат 10.3% фосфорной кислоты, гусеницы — 29 и их экскременты 7.6% общего веса золы; из этих чисел должно сделать вывод, что усвоение и аккумуляция фосфора происходят энергично; общий вес золы гусениц составляет у молодых около 9—11% веса тела, но затем снижается постепенно до 4% к периоду окукливания, в который она богата фосфатами магния (Péligot). Для других чешуекрылых указывается, что содержание фосфора у них за время куколочной стадии повышено и постоянно; минеральный фосфор, повидимому, в первой фазе отщепляется от белковых соединений, а потом снова с ними связывается при образовании имагинальных тканей; в общем у имаго самки фосфора больше, чем у самца, и, повидимому, почти все его наличие заключено у обоих полов в их половых продуктах (Courtois). Много минерального фосфора констатировано в кишечнике и жировом теле куколки молочайного бражника (Heller). По вопросу о распределении фосфора при метаморфозе и о формах его соединений существуют данные по личинкам, куколкам и имаго *Calliphora erythrocephala*; в них различены фосфор минеральный, фосфор растворимый в спирте и фосфор липидный; у личинок и имаго все три формы находятся в одинаковых количествах, у куколок меньше третьего и второго и больше первого; в начале окукливания органический фосфор превращается в минеральный, а затем обратно ресинтезируется в органический; за время метаморфоза образуется дефицит фосфора; нуклеиновые кислоты *Calliphora*, повидимому, отличаются от всех до сих пор описанных (Khouvine и Grégoire). Для *Hydrophilus piceus* высчитано, в процентах, содержание липидного фосфора в 40—50, а нуклеинового в 15 от всего активного фосфора и дано отношение нуклеинового к липидному, равное между одной шестой и половиной (Javillier и Crémieu). Наконец, намеком на важное значение фосфора при эмбриональном развитии может служить приведенное выше указание на обилие фосфата кальция в яйцах и личинках *Phasmatodea* (Pantel).

Обмен серы затронут на гусеницах *Tineola*: в волосах ее пищи содержится 2.23—2.58% серы, в экскрементах 4.0—4.62%; это обогащение происходит, очевидно, на счет переваривания и усвоения богатого серой кератина (Titschack; § 32).

Обмен кремнезема намечен для гусениц крапивницы: содержание его в листьях крапивы всегда ниже, чем в экскрементах, в результате усвоения веществ листьев; ни в личиночных, ни в куколочных экзuviaх его нет (Urech). Для водных насекомых содержание кремнекислоты достигает, в процентах содержания золы: у личинок *Trichoptera* 3.85,

у *Zygoptera* 0.54, у *Anisoptera* 0.83, у *Sialis* 0.33, у *Chironomus tentans* 0.32, у *Corethra punctipennis* 0.16, у *C. plumicornis* 0.22, у *Hemiptera* 0.61 (Birge и Juday); дальнейший обмен кремния не исследован.

Марганец указан для многих насекомых (Виноградов); содержание его достигает, в процентах на живое вещество, от 0.0002 у соснового бражника, до 0.069 у муравья *Formica rufa* (Виноградов); функции марганца связывают: с окислением, как у железа, с содержанием его в витаминах и со стимулирующим и каталитическим воздействием вообще на физиологические процессы.

Введение в пищу гусениц молочайного бражника иодистых солей вызвало в одном опыте ускорение окукливания, а в другом, у гусениц на 2—4 дня моложе, запоздание его (Gedroyc).

§ 111. Поступление минеральных веществ. — Поступление минеральных веществ в тело насекомого совершается у сухопутных форм через пищу, у водных, кроме того, и парентерально — непосредственно из воды через покровы тела; в деталях оба способа прослежены недостаточно, путем: у сухопутных форм — сравнения минерального состава тела и пищи, у водных — осмотического давления полостных жидкостей и воды.

Анализ листа тутового дерева, гусениц тутового шелкопряда и их экскрементов дал приведенные в табл. 31 числа для солевого обмена, в процентах от веса золы (Péligot). Из этих чисел следует, что одни соли

Таблица 31

	Листья	Экскременты	Гусеница
Кремниекислота	17.6	20.0	3.9
Углекислота	18.6	18.0	10.5
Фосфорная кислота	10.3	7.6	29.0
Серная кислота	1.6	Следы	1.9
Хлор	0.8	1.2	1.1
Окись железа	0.6	0.7	Следы
Известь	26.2	29.5	8.3
Магnezия	5.8	6.0	9.3
Калий	18.5	17.0	36.0

выделяются нацело, другие аккумулируются; кальция вводится избыток, который связывает фосфор тканей; следует отметить, что общее содержание золы в экскрементах гусеницы колеблется от 13 до 24% и зависит от состава почвы. Между прочим указывается, что многие дневные бабочки часто пьют воду, загрязненную испражнениями, и пот с кожи животных или человека именно из-за заключающихся в них солей (Norris).

Парентеральное поступление в тело солей из воды отчасти рассмотрено в § 61, 62 при обзоре осмотического давления гемолимфы; можно привести несколько дополнительных сведений, прежде всего по вопросу о локализации этого поступления. Оказывается, что тонкостенные анальные сосочки

у личинок комаров и других *Nematocera* служат преимущественными местами поступления в организм воды и ее солей (Wigglesworth) и среди них, главным образом, хлоридов (Koch); если личинок *Culex* с содержанием хлористого натрия, пониженным до 0.05% путем выдерживания в дистиллированной воде, перенести в водопроводную воду, содержащую хлористого натрия менее 0.006%, то они из нее поглощают хлориды и концентрируют их до нормы в 0.3%; при этом анальные сосочки у личинок, развивающихся в воде с недостатком хлоридов, оказываются гипертрофированными; личинки *Aedes* аккумулируют хлориды из дождевой воды (Wigglesworth). Сосочки у *Aedes aegypti*, а также у других комаров и *Chironomidae* проницаемы для натриевых солей, метиловой и толуидиновой сини, нейтральрота, которые остальным покровом не воспринимаются: они удлиняются от кислот, укорачиваются от солей калия, натрия и кальция и являются преимущественным местом водообмена (Pagast). Вероятно, что и другие тонкостенные выросты тела служат для поглощения и концентрации солей из воды, например анальные жабы *Eristalis* и других *Syrphidae* (Stammer), *Pantophthalmus* (Thorpe), вентральные сосочки личинок *Blepharoceridae*, жабы *Trichoptera* (Wigglesworth). Также вероятно, что ректальные железы всасывают обратно хлориды из экскретов мальпигиевых сосудов; делают это также группы клеток, соответствующих этим железам у личинок *Aeschna* (Фаусек), поденок, у *Corixa* (Poisson), а кроме хлоридов также и другие ионы.

Выносливость к колебаниям солености у личинок *Culex fatigans* невелика и лежит в пределах до 10—12‰; у куколок она выше; но pH может изменяться безо всякого влияния на жизнь личинок от 4.2 до 9; с выносливостью стоит в связи строение анальных сосочков: у австралийских и новозеландских видов, живущих в солоноватых бассейнах, эти сосочки более или менее редуцированы (Woodhill). Для личинок *Anopheles minimus flavirostris* нужна чистая вода с крайне низким содержанием хлора и железа (Jesus). При переносе солоноватоводного клопа *Sigara lugubris* в концентрированную соленую воду он прибывает в весе, при переносе в пресную убывает; в пределах обычных, нормальных колебаний вес его остается постоянным; колебания обуславливаются главным образом сдвигами в содержании солей воды; параллельные опыты с пресноводными видами этого рода дали те же результаты; эти пресноводные виды гомеомотичны только в естественном своем биотопе, и их осморегуляционный механизм значительно слабее развит, чем у *S. lugubris*; гидратационная гипотеза (Schliefer) (Claus) отклоняется от применения к насекомым.

§ 112. Обязательные, облигатные элементы. — По вопросам об облигатном присутствии солей того или другого элемента и о солевом минимуме сведений немного; некоторые из них приведены в главе о составе пищи и искусственных средах (§ 10). Из опытов над *Drosophila* оказывается, что хлористые натрий и кальций необходимы не безусловно, наоборот калий и фосфор безусловно, причем замена калия натрием невозможна; без магния получено лишь несколько случайных мух, число которых увеличилось при прибавлении магния в виде сернокислой соли; личинки

развиваются на пище только с K_2HPO_4 и $MgSO_4$, как единственными солями, с примесью хлористых натрия и кальция только в виде следов (Loeb); впрочем при этих опытах осталось неизвестным, что успели личинки получить из следов хлоридов и загрязненности материала. Введение в питательные среды сверхсметных солей железа и марганца не вызывает специального эффекта (Guénot). По другим, также единичным сведениям о солевом минимуме и взаимодействии солей у *Drosophila*, солевой минимум у нее для большинства органических катионов близок к нулю; из годной для нее синтетической среды (Pearl) можно исключить щелочные и щелочно-земельные катионы и заменить их аммонийными соединениями; из анионов был взят лишь хлор; при опытах обнаружен антагонизм между одно- и двухвалентными катионами — калием и кальцием; индикаторами служили рост, развитие и размножение (Рубинштейн). Солевой набор, повидимому, имеет значение при определенной диете как ограничивающий фактор роста; так, в теле личинок *Tribolium* во всех их фазах содержится около 0.19% на живой вес фосфора, и рост их задерживается, если в их пище — муке, оказывается фосфора меньше 0.1% (Nelson и Palmer).

Некоторое представление о солевом обмене дают числа солей золы, в процентах сухого и живого веса, от шмелей *Bombus terrestris* — нормальных и погибших от полного голодания (табл. 32); они указывают, что за время голодания расходуются главным образом растворимые соли, что соли натрия, магния и железа, повидимому, не выделяются; наибольшими являются потери в хлоре — 43.03, в кальции — 54.77, в фосфоре — 27.55 и в сере 27.56% (Словцов).

Таблица 32

	Нормальные			Погибшие от голода		
	сухой вес	живой вес	общий вес золы	сухой вес	живой вес	общий вес золы
Общий вес золы	6 039	1 729	100 00	5 088	1 766	100 00
Раствор. соли	3 666	1 049	60.71	2 416	0 839	47.48
Нераствор. соли	2 373	0 680	39 29	2 672	0 927	52.52
P_2O_5	1 910	0 548	31.63	1 630	0 569	32 03
SO_3	0 989	0 283	16 36	0 844	0 293	16 59
Cl	0 280	0 080	4.64	0 153	0 053	3 11
K_2O	0 814	0 233	13 48	0 854	0 296	17 30
Na_2O	0 275	0 079	4 53	0 342	0 119	6 72
CaO	1 103	0 316	18 27	0 585	0 203	11 60
MgO	0 119	0 034	1 97	0 132	0 046	2 59
Fe_2O_3	0 334	0 095	5 53	0 368	0 127	27.23

Состав сухого вещества и вместе с ним солей за время метаморфоза у разных форм мухи *Ophyra cadaverina* меняется (Tangl; табл. 33, в процентах).

Таблица 33

	Органиче- ское вещество	Зола	Жир	Азот
Личинки	94.44	5.56	45.46	7.18
Куколки	93.02	6.98	40.81	7.91
Мухи и куколочные шкурки . .	92.82	7.18	33.53	8.54
Мухи	95.50	4.50	42.31	7.82

Из этих чисел ясно повышение содержания азота и золы и понижение жира.

§ 113. Искусственное введение солей. — Грубые ориентировочные опыты со введением в пищу тутового шелкопряда, путем опрыскивания листьев, едких щелочей, соляной кислоты, железного купороса, сулемы, хлористого кобальта дали мало понятные результаты; вес гусениц и куколок в общем падал; соляная кислота и хлористый кобальт вызывали увеличение числа линек; кислоты вообще удлинляли гусеничный и куколочный периоды (Cavazza).

Гусеницы крапивницы, питавшиеся листьями крапивы с нанесенными на них раствором альбумината железа и казеината серебра, дали очень крупных бабочек (Linden); но трудно решить, какая часть препарата оказывала при этом действие. Азотнокислый свинец, нанесенный на листья яблони, вызывал у гусениц *Smerinthus ocellatus* повышение аппетита, ускорение роста и окукливания почти на две недели, равно как и увеличение веса (Garrett, F. и Garrett, H.); подобные же опыты над гусеницами *Selenia bilunaria* с азотнокислым свинцом и сернокислым марганцем вызывали выраженную меланизацию у бабочек, отзывавшуюся и на потомстве (Harrison и Garrett). Побурение красного пигмента у *Zygaena* приписывается обилию железа в почве (Burgeff).

Совершенно своеобразное влияние солевого состава пищи на развитие обнаружено на тлях: особи *Nectarophora rosae* на ветках в песке, смоченном сернокислым магнием, давали 73—92% крылатых особей, ни одного процента на смоченном кислым фосфорнокислым натрием, 2% на смоченном фосфорнокислым калием и 3% на смоченном простой водой (Clarke); это действие сернокислого магния, стимулирующее развитие крыльев, подтверждено на том же объекте дальнейшими опытами, причем действию магния подвергались особи только три дня после рождения, и была ясна задержка общего роста и развития личинок (Neils); опыты с большим набором солей на той же тле позволяют назвать соли щелочей и щелочных земель, кроме магния, «не вызывающими» развития крыльев, а соли тяжелых металлов и магния в особенности — «вызывающими»; к первым относятся также дистиллированная вода, мочевины, квасцы, а ко вторым сахар; количества «вызывающих крылья» веществ для проявления действия очень малы, например для сернокислого магния достаточна концентрация в м/100 (Shinji). Повторение тех же опытов над *Myzus ribis* на красной смородине заставляет думать, что действие магния на насекомых в данном случае не прямое, а идет через изменение обмена веществ в пищевом растении (Haviland). Отрицательные результаты получены на *Rhopalosiphum prunifoliae* на проростках овса: рост крыльев у этой тли не претерпевает изменений от воздействия разных солей (Ackermann). На других тлях стимулирующее действие сернокислого магния на рост крыльев проявилось в увеличении числа крылатых особей с 21.5 до 29.7% и сказалось даже на потомстве (Brittain); в дальнейшем получены также

и неопределенные результаты (Mason) и положительные (Wadley); причина описанной стимуляции может быть двойной: или магний стимулирует имагинальные крыловые диски, или он задерживает развитие остальных частей тела (Woodworth).

С описанными опытами, заставляющими взглянуть на процессы усвоения и их регуляцию с новой точки зрения, вполне уместно здесь сопоставить опыты над действием света на развитие крыльев у тлей; если бескрылую самку *Macrosiphum* подвергать ежедневной смене слабого освещения на темноту, то образование крыльев в ее потомстве поднимается с увеличением освещения до максимума при 8 часах за сутки, затем слабо понижается при освещении в 12 часов и падает почти до нуля при освещении 14-часовом; при более сильном свете кривая сперва сильно поднимается, но при его большой длительности становится почти равна исходной; смена между сильным и слабым светом вызывает продукцию крыльев только при малой силе слабого света; характерно действие смены света и темноты в отношении 1 : 2 через 12 часов темноты; температура при этих воздействиях не должна превышать 20°, ибо при 26° действие света на продукцию крыльев уже не обнаруживается (Shull). Эти опыты интересно сопоставить с данными (Ostwald) по влиянию света на окислационные процессы в гемолимфе (§ 83).

Выделение минеральных составных частей тела рассмотрено также в главе об экскреции.

Жировой обмен

§ 114. Вводные положения. — Под терминами «липидов», «липоидов» или «жиров» в физиологическом изложении подразумевается обычно неопределенная физическая смесь жиров и жироподобных веществ. В теле позвоночных наиболее обыкновенны триглицериды пальмитиновой, стеариновой и олеиновой кислот. Стериды представляют сложные эфиры жирных кислот и стеринов — циклических одноатомных спиртов; главным их представителем является холестерол, который дает с жировыми кислотами холестериды по типу глицеридов. К жирам примыкают фосфатиды, но в них третий гидроксил замещен остатком фосфорной кислоты, а с ним связано азотистое основание; главным представителем фосфатидов является лецитин. Лецитин подобно холестеролу представляется необходимой составной частью клеточной протоплазмы, особенно в тканях молодых и способных к росту. Процессы расщепления триглицеридов на жирные кислоты и глицерол, равно как и других жиров, а также обратный процесс их синтеза осуществляются при помощи эстераз или липаз. Жиры содержат более чем вдвое энергии сравнительно с белками и углеводами; поэтому животный организм делает энергетические запасы преимущественно из них: клетки соединительной ткани наполняются смесью триглицеридов иногда почти нацело; таково и жировое тело насекомых, особенно в стадии личиночной.

§ 115. Свойства жиров насекомых. — Жировые вещества насекомых очень разнообразны и получили в последнее время некоторую химическую, физиологическую и гистологическую характеристику; оказалось, что проблема жирового состава насекомых сложнее, чем принимали, и что поэтому обобщения в этой области преждевременны; так, на разнообразие жиров насекомых указывают большие колебания их иодного числа как показателя степени ненасыщенности; оно вообще довольно высоко: 117 для гусеницы *Bombyx mori*; от 112 до 159 для гусениц других чешуекрылых, от 108.6 до 118 для жуков-листоедов, 68.5 для древоядного жука *Ergates faber* и только 37.3 для паразита *Gastrophilus* (Timon-David). Своеобраз-

ными оказались также факты несходства и даже полного различия жиров у форм с близким или однозначным питанием: так, например, личинки двух близких по питанию жуков-древоядов, *Ergates faber* и *Oryctes nasicornis*, оказались совершенно разными; личинка первого дает жир твердый, богатый насыщенными кислотами и очень бедный, всего на 0.75%, неомыляющейся фракцией (Timon-David); последнее обстоятельство противоречит утверждению, будто вообще жиры насекомых характеризуются высоким содержанием неомыляющихся компонентов (Gruen). Обратно, одинаковыми или близкими являются часто жиры у очень далеких одна от другой форм насекомых; так, жир гусениц капустницы чрезвычайно схож с жирами зайца и дикого кролика; причины различий в жирах видят в питании, климате, индивидуальности (Timon-David).

Несмотря на указанное разнообразие, жиры и масла, полученные из насекомых, считают возможным (Timon-David) поделить на следующие группы: полувывсыхающие масла со значительной неомыляющейся частью, большим показателем преломления и большой плотностью, — таков жир у *Thaumetopoea pityocampa*; невысыхающие масла, — каковы жиры у *Tenebrio molitor*, с иодным числом в 86—92.8, у *Pyrausta nubilalis*, *Cossus*, *Ergates*; полувывсыхающие жиры, — например у куколки *Pieris brassicae*; невысыхающие жиры, — например у *Oryctes nasicornis*; жиры с высоким числом омыления и низким иодным, развивающие много летучих кислот, — например жир *Pemphigus*. Неомыляемая фракция жиров насекомых обычно мала: от 1.5 до 1.6% в «куколочном масле» из тутового шелкопряда (Bergmann), около 1.56 в жирах личинки *Tenebrio* (Becker); значительная часть этой фракции в куколочном масле состоит из углеводов и около трети из стеролов; из последних 85% падает на холестерол и 15% на ситостерол (Bergmann). Гораздо более значительная часть жира насекомых, или общего эфирного экстракта, состоит из нейтральных жиров, которые обыкновенно содержат более или менее высокий процент ненасыщенных жирных кислот; например в личинках *Tenebrio* кислоты следующие: пальмитиновой и других ненасыщенных 22.6%, олеиновой 44.7, линолевой 32.3, линоленовой 0.35% (Becker); в куколочном масле пальмитиновой 20%, стеариновой 4, олеиновой 35, линолевой 12 и линоленовой 28% (Bergmann).

Более точных химических характеристик для жиров из насекомых немного. Масло из яиц саранчи *Schistocerca gregaria*, содержит значительное количество фосфора, до 1.92% по весу на фосфорный ангидрид, но совершенно лишено серы (Dubois); тонна самой сухой саранчи дает от 160 до 180 кг жира, годного на смазочное масло для самолетов и застывающее лишь при очень сильном охлаждении (Brussler). Куколочное масло из тутового шелкопряда состоит на 25% из твердых и на 75% из жидких кислот, причем в состав первых входят кислоты пальмитиновая и изо-пальмитиновая (Kawasa, Suda и Fukusawa); в нем указываются также стеариновая и масляная кислоты (Lassaigne), а в неомыляемой части также присутствие холестерола; последний извлекается также из масла *Cantharididae* (Lewkowitsch); жир из куколок тутового шелкопряда характеризуется показателями, приведенными в табл. 34.

Таблица 34

	Ubbelohde	Эльгорт
Удельный вес	0.9105	0.919
Коэффициент омыления	194.0	172.8
Иодное число	117.8	125.5
Неомыляемых веществ	4.86	4.36
Кислотное число	62.8	72.8
Титр жирных кислот	34.5°	—
Температура плавления	—	30°
Температура застывания	—	26°
Средний молекулярный вес жирных кислот	281.7	—
Содержание в куколке	27.3%	24%

Для других чешуекрылых приводятся в табл. 35 отрывочные данные в процентах на живой вес (Courtois).

Таблица 35

	Жирные кислоты	Неомыляемые вещества	Неомыляемые жирные кислоты	Холестерол
<i>Antheraea pernyi</i>	4.64	0.8	17.2	0.07
<i>Sphinx ligustri</i>	7.82	0.4	5.3	0.09
<i>Saturnia pyri</i>	8.19	1.4	17.0	0.09

Жир из *Melolontha vulgaris* содержит 8.2% холестерина и 15.53% лецитина (Welsch, Ackermann). Лецитин приводится в составе желтка зимующих яиц тутового шелкопряда (Тихомиров). В эфирной вытяжке из его сухих гусениц обнаружен б о м б и ц и с т е р о л, вероятно изомер холестерина, с той же эмпирической формулой $C_{27}H_{46}O$ и с тем же числом предельных связей (Menozzi и Moreschi). Жиры из его куколок дают хорошие калиевое и натриевое мыла (Резниченко). Жир из *Cantharis* содержит масляную, олеиновую, пальмитиновую и стеариновую кислоты (Goessmann). В жировидных выделениях муравьев обнаружен парафин ундекан (Schall). Жир из кошенили содержит кислоты масляную, олеиновую, линоленовую и миристиновую или ее изомер (Huerre, Libermann, Raimann); в нем же содержатся два алкоholeобразных вещества с формулами $C_{36}H_{72}O$ и $C_{15}H_{26}O$ и два соединения из ряда олеиновой кислоты с формулами $C_{14}H_{26}O_2$ и $C_{11}H_{22}O_2$ (Raimann). Жиры тлей *Pemphigus utricularius* и *P. cornicularius*, живущих на фисташке, сильно отличаются от жиров других насекомых и похожи на жиры растительные; в них отмечены глицериды многих кислот: растворимых и летучих группы масляной, нерастворимых летучих группы каприловой, затем лауриновой и некоторых других высших кислот; присутствие больших количеств кислот низших групп из предельных и делает этот жир своеобразным (Timon-David). Из других тлей описан своеобразный жир, дающий из горячего спиртового раствора игольчатый осадок (Barruel).

Что касается точки плавления жиров насекомых, то при комнатной температуре они могут быть и жидкими маслами, например из личинки *Ergates*, и кристаллически твердыми жирами, например из *Oryctes*, несмотря на то, что оба жука имеют сравнительно однообразный пищевой режим (Timon-David). Зимующие яйца саранчевых содержат, как правило, жиры с более низкой температурой плавления; так, у *Melanoplus differentialis*, зимующего в стадии яйца, жир жидок при комнатной температуре, а у *Chortophaga viridifasciata*, зимующей в стадии личинки, жир твердый; иодное же число у обоих одно и равно 135—140 (Slifer). Низкая точка плавления жира в зимующих яйцах вызывается может быть большим содержанием в нем жирных кислот с короткими цепями; в этом заключается объяснение жидкого жира у *Pemphigus*, который содержит глицериды масляной, каприловой и лауриновой кислот (Timon-David). В условиях опыта при воспитании тлей *Rhopalosiphum* в пониженной температуре понижается точка плавления их жира (Ackermann); у гусениц лугового отылька при низкой температуре преобладают жиры кислые (Кожанчиков).

§ 116. Образование жиров. — Жиры тела получаются отчасти прямо из жиров пищи, приносимых в ткани через гемолимфу, отчасти из других веществ пищи и тела — белков и углеводов. В пользу прямого перехода жиров пищи в ткани тела говорят факты значительного сходства по составу тех и других; так, указывается, что жиры гусениц *Zygaena* и *Ino*, не отличаясь ничем особенно от жиров обычных, чрезвычайно близки к растительным жирам пищи этих гусениц (Rocci). Жиры личинки слоника *Balaninus dentipes* обнаруживают чрезвычайное сходство, качественное и количественное, с жирами его пищи — плодами *Castanea pubinervis* (Sasaki); очевидно, что в его жировом теле накопление жировых резервов идет почти без их метаморфоза; то же сходство обнаружено и в белковых телах, полученных в виде вытяжек из каштана и долгоносика: в определенных отношениях они оказались сходными или подобными, хотя общее количество азота у жука было несравнимо большим, чем в растении (Sasaki); в этом примере можно усмотреть как бы «облегченный» тип ассимиляции.

В более общей форме признается, что природа временно отложенного в клетках кишечного эпителия жира всегда стоит в явной зависимости от свойств жиров пищи; но жиры, отложенные в органах, особенно в жировом теле, уже специфичны для потребителя; место их с п е ц и ф и к а ц и и не ясно, очевидна лишь их перестройка на пути из кишечника в органы длительного их отложения. В общем усвоение жиров пищи и его энергия стоят в связи с характером кормового растения; так, содержание жира, в процентах, у гусеницы лугового мотылька на лебеде равно 24,7, на свекле 20,3 и на клевере 15,6 (Данилевский).

Однако на пище, богатой жирами, состав жира, отлагаемого в теле их потребителя, хотя и сходен на первых порах с составом жира вводимого, но и достаточно отличается от него; из этого ясна его быстрая переработка; так, куколочный жир *Galleria* состоит на 52% своего сухого веса из глицеридов высших жирных кислот и поэтому совершенно не схож с жирами пищи гусениц, то есть воска; глицериды должны в ее жире получаться

через повторные окисления (*Manunta*); гусеница тутового шелкопряда также строит свой жир синтетически (*Manunta*); то же отмечено для личинок *Tenebrio* (Becker) и *Dermestes* (Shinoda и Kurata); в жире личинок жука *Pachymerus* 24% лауриновой кислоты, в то время как в ядре масличной пальмы, ее пищи, этой кислоты вдвое меньше (Collin); у личинок прусака на пище с примесью кокосового масла, при его иодном числе в 7, иодное число жира равно 51; на пище со сливочным маслом, при его иодном числе в 27, оно равно 59, и на пище со свиным салом, при иодном числе в 49, оно равно 64 (Melampy и Maynard); в жире личинок *Lucilia* на пище с рыбьим жиром, при его иодном числе в 113, иодное число равно 140, а при иодном числе жира пищи в 30 жир тела имеет это число равным 60 (Yuill и Craig). Из последних чисел вытекает, что жир потребителя в своем составе хотя и зависит от состава жира пищи, но последний подвергается переработке. Жиры личинки жука *Ergates faber* и гусеницы бабочки *Cossus cossus*, живущих обе на счет древесины, обладают большим сходством, особенно по иодному числу, в то время как жиры других чешуекрылых весьма отличны; сходство в данном случае обусловлено сходством пищи: древоядные насекомые, вероятно, синтезируют жир из пентоз, особенно из ксилозы (Timon-David).

При сравнении обмена у *Periplaneta orientalis* и *Dytiscus marginalis* в условиях голодания или питания сахаром либо яичным белком оказывается, что *Periplaneta* расходует главным образом безазотистые вещества — до 70%, жиры — 18% и только 12% белков; *Dytiscus* же расходует 51% белков и 49% жиров; последний результат интересен особенно потому, что такой же сильный жировой обмен наблюдается также у чистых фитофагов вроде *Melolontha*, *Deilephila*, а также у *Geotrupes*; следовательно здесь род пищи не влияет на жировой обмен (Pilewiczówna).

Жиры, отлагающиеся в разных органах тела, не являются однообразными, но изменяются соответственно функциям тканей; всюду, где требуется большая стойкость, жиры состоят не из глицерола, а из более стойких спиртов, например холестерина; так, воск состоит в значительной мере из церилата и мирицилата разных спиртов. Введение чуждых жиров ведет к нарушению обычного хода обмена, но почти не исследовано; если к обычной питательной среде *Drosophila* (§ 10) прибавить трибутирина, триолеина, тристеарина или трипальмитина, то нормальное развитие личинок нарушается, хотя некоторое количество жиров и усваивается, что видно по разрастанию жирового тела (Guyénot).

Вопрос о выработке жировых веществ воска, как явление наружной секреции рассматривается в главе о секреции.

В пользу выработки жиров тела из других частей пищи и тела говорит большое число наблюдений; например взрослая гусеница тутового шелкопряда перед окуклиением содержит в теле жиров вдвое больше, чем их содержат листья пищи (*Manunta*); личинки мясных мух отлагают в теле большое количество жира, питаясь совершенно обезжиренными белками мяса (*Nishikata*); новорожденные самки комаров *Culex*, идущие на зимовку без пищи, сперва совершенно тощи, но затем с двенадцатого дня при 20%

обнаруживают образование жира и его нарастание в течение месяца; жир в данном случае является в результате перерождения мышц — из их белков; такое ожирение имаго происходит только после обильного кормления их личинок, и самки из личинок, питавшихся скудно, не годны для зимовки перерождение личиночных мышечных белковых масс в жировые есть, таким образом, предварительное накопление резервов (Roubaud).

Гистологические исследования на личинках и имаго *Culex pipiens* показывают, что образование и накопление жира у них происходит в цитоплазме клеток жирового тела и что в ядре можно обнаружить железо; клетки жирового тела якобы подобны в этом отношении печеночным (Boissezon);

§ 117. Жирообразование из белков. — Участие белков в образовании жира экспериментально изучалось, главным образом, на мясных мухах *Calliphora* (Weinland, Hofmann, Богданов); превращение белков в жиры особенно выражено у этих насекомых с почти чисто белковым питанием. Выработка жиров из белковых веществ идет вообще путем ферментного расщепления последних на аминокислоты и последующего дезаминирования этих кислот; указывается впрочем, что прямое образование жирных кислот из аминокислот невозможно: аминокислоты должны сперва перестроиться в углеводы, и лишь эти последние представляют материал для жирообразования. Пищевой белок личинок *Calliphora* при весьма энергичном дезаминировании дает обильное выделение свободного аммиака и углекислоты; в виде аммиака и аминов личинки выделяют до 69—82% азота принятой пищи (Weinland); такое превращение происходит и в дезорганизованных тканях — в «кашице» из растертых личинок; при прибавлении пептона получается некоторый дополнительный выход жира; при наличии жира менее 3.3% синтез нового его количества, очевидно путем построения высших, нелетучих жирных кислот, идет энергично, но при дальнейшем нарастании он падает; к концу личиночной жизни содержание жира доходит до 7.8% (Weinland). Таким образом факт построения личинками *Calliphora* жиров из белков пептона и сложной системы белков мяса не подлежит сомнению; указывается при этом (Weinland), что микробы не замешаны в этом процессе; что же касается весьма своеобразного выделения при этом аммиака в свободном виде, то очевидно, что он образуется при энергичном дезаминировании очень быстро и в количестве большем, чем может за то же время образоваться углекислоты для его связывания: он не успевает образовать карбоната и выделяется поэтому в свободном виде, равно как и в виде аминов, давая, как указано выше, до 69—82% общего выделяемого азота (Weinland). Остается добавить, что образование жиров в «живой» кашице из личинок не требует обязательного присутствия кислорода и идет, в виде аноксобиотического процесса, даже быстрее: в атмосфере водорода или азота прирост жиров доходит до 140% (Weinland); в жидкости, отжатой из личинок, высших жирных кислот мало; голодание еще понижает их содержание, но затем они появляются и при анаэробной постановке опыта в большем количестве; в жидкости, отжатой из куколок, кислот больше, чем у личинок, но жирообразующий процесс в них не доказан; между нарастанием и убыванием жира в кашице обнаруживается суточная периодичность (Wein-

land); также и между образованием жира и возрастом личинок существует связь: в моменты линек, когда личинки содержат много жира, образование жира падает, а между линьками, когда личинки быстро растут и содержат жира сравнительно мало, жирообразование велико; может быть, что линька и даже окукливание вызываются определенным содержанием жира (Weinland); впрочем на другом объекте, личинках *Ophyra*, это предположение не подтвердилось (Tangl). Рядом с образованием жира идет всегда и его разложение, также особенно повышенное при его избытке, равно как и при широком доступе кислорода (Weinland); наконец должно отметить, что, по мнению последнего автора, весь описанный выше процесс образования жира идет якобы прямо из белков, а не через углеводы. Факт выделения свободного аммиака и нормального роста и жирообразования подтвержден также на личинках домашней мухи при культуре их на одном вите-пептоне; ее личинки выделяют за 25 часов до 0.2 мг свободного аммиака (Аксинин).

Тем не менее высказывается осторожное мнение, что результаты опытов над распадом веществ в каше из личинок и куколок мух при аноксической обстановке (Weinland) едва ли можно прямо переносить на живой организм (Kestner и Plant), а также, что личинки на стерилизованном мясе содержат жира значительно меньше, чем само мясо, и что выделенный ими аммиак представляет продукт бактериального вмешательства (Богданов, Pflueger).¹

Построение жиров из белков наблюдалось также на личинках *Calliphora* при кормлении их кровью и сравнении содержания жира от яйца до имаго (Hofmann); числа этих наблюдений даны в табл. 36. При повторе-

Таблица 36

Кровь как пища, в г	В ней жира, в мг	Яйца мухи, в мг	В них жира, в мг	Жира в имаго в мг
52.0	17	21	1	201
55.7	19	60	3	186
56.5	18	52	3	146

нии с большей точностью на вполне обезжиренном мясе опыт дал те же результаты (Frank); он же, с дальнейшими предосторожностями, на обезжиренных и лишенных углеводов фибрине крови и белке яйца дал то же основание для вывода, что жиры личинками мух строятся из белков и, в частности, из яичного альбумина; вмешательство микробов выражается

¹ Выделение свободного аммиака отмечено также для яиц тутового шелкопряда: 1 кг их за сутки выделяет от 0.7 до 1.1 г аммиака (Ashbel); поэтому в прежние числа уменьшения веса грены при созревании, относившиеся целиком к воде (Luciani и Piutti), должна быть введена поправка; под действием на грену окиси углерода и цианистого водорода освобождение аммиака повышается, но если под влиянием этих ядов эмбриональное развитие прекращается, то и количество аммиака падает (Ashbel).

в разрушении, но не построении жиров (Nishikata). Весьма доказательным является также опыт, проведенный над личинками *Anthrenus museorum*, которые, будучи выведены на совершенно обезжиренном шелке, дали вполне нормальных жуков и следовательно могли построить свои жиры только из простых аминокислот шелка (Abderhalden).

§ 118. **Жирообразование из углеводов.** — Факты образования жиров из углеводов более многочисленны и бесспорны, но химизм перехода от углеводов к жирам не ясен. Превращение сахара в жир можно представить лишь следующим образом: глюкоза распадается на глицериновый альдегид, который затем дает метилглиоксаль, пирувиновую кислоту и ацетальдегид; одновременно часть глицеринового альдегида восстанавливается в глицерол; ацетальдегид окисляется через ряд уплотнений в кислоты; последние гидрогенизуются в жирные кислоты, вступающие в соединение с глицеролом. Наоборот, при распаде жиров на глицерол и жирные кислоты, глицерол через пировиноградную кислоту доходит до спирта, уксусной кислоты и, наконец, до углекислоты и воды.

Кроме обычных наблюдений над растительноядными насекомыми, строящими свои жиры из углеводной пищи, образование жиров из сахаров экспериментально удостоверено, например на черном таракане: после восьмидневного голодания прием сахара вызывает у него немедленное образование жировых капель в клетках среднекишечного эпителия с последующим обнаружением его в эпителии и передней кишки (Schlueter). Весьма доказательные в том же направлении числа получены на личинке *Gastrophilus equi* при анализах в разные месяцы, в процентах сухого вещества (табл. 37): в этих числах нарастание жира идет совершенно параллельно

Таблица 37

	17 января 1912 г.	1 февраля 1912 г.	15 марта 1912 г.	7 апреля 1912 г.
Белка	44,0	44,0	44,0	44,0
Жира	14,7	12,7	23,8	26,0
Хитина	5,1	6,8	6,5	9,0
Гликогена	25,9	31,1	20,7	16,0
Всего	89,7	94,6	95,0	95,0
Разница	10,3	5,4	5,0	5,0

падению гликогена, который является в результате распада белков крови как пищи; такая перестройка белка в углевод требует свободного кислорода, который и доставляется гемоглобином личинки; таким образом, этот последний имеет в данном случае не только обычное дыхательное, но и питательное значение (Kemnitz).

Кормление пчел одним чистым медом не мешает им повышать содержание жиров тела и в то же время выделять значительное количество специальных жиров воска: содержание жира в пчеле до опыта определено, в граммах, как 0.0018, после опыта 0.0042; выделение ею воска за время опыта 0.0064; следовательно общая сумма жиров в 0.0106 (Dumas и Milne-

Edwards); при этом воск, выделяемый при кормлении пчел беспримесным чистым сахаром, ничем не отличается от нормального (Eckert); впрочем этот безукоризненно установленный факт выработки жировых веществ воска из углеводов пищи нуждается еще в подробном исследовании его химического механизма; пока же высказывается лишь предположение, что это есть процесс промежуточного обмена и идет аноксобиотически, Главным образом путем раскисления сахаров (Buchner).

Косвенные указания на образование жиров из углеводов вытекают из чисел дыхательного коэффициента, например у *Tenebrio* при кормлении его углеводами и белками; числа эти указывают именно на углеводное происхождение жиров (Johanson). Указание на образование жира якобы непосредственно из крахмала состоит в том, что галлы, вызываемые на растениях насекомыми, обычно богаты крахмалом, но бедны жирами и сахарами, а личинки, живущие в галлах, богаты жиром (Lacaze-Duthiers и Riche).

В процессе обратного превращения жиров в углеводы — при с а х а р и ф и к а ц и и жиров — деятельное участие принимают фосфатиды, или фосфолипиды: липиды, содержащие в своем составе фосфорную кислоту, органическое азотистое основание и жирные кислоты; к фосфотидам относятся лецитины (§77), которые расщепляются лецитазы А, В, С и D; на насекомых эти процессы не указаны; но есть общие указания, что жиры строятся также из свободных жирных кислот (Biedermann).

Белковый или азотный обмен

§ 119. Вводные положения. — Под общим термином белков обычно подразумеваются и истинные белки или протеины, каковы глобулины и альбумины, состоящие только из аминокислот, и сложные белки, или протеиды, с протетической небелковой группой из углеводов, нуклеиновых кислот, порфиринов, каковы хромопротеиды с металлической группой железа, меди, марганца, то есть гемоглобин, гемоцианин и другие; затем нуклеопротеиды, содержащие фосфор; глюконопротеиды, содержащие углеводы, например муцины и мукоиды; нуклеоальбумины типа казеина и вителлина; наконец альбуминоиды, лишенные тех или иных общих для полных белков аминокислот и с преобладанием других, каковы кератины, характеризующиеся высоким содержанием серы и относящиеся к группе склеропротеидов; эластины, с малым ее содержанием, и коллагены — так называемые опорные белки, состоящие из простейших аминокислот.

Основной вывод современной химии относительно строения белков состоит в том, что белковая молекула образована конденсацией большого числа α -аминокислот и что почти все известные α -аминокислоты входят в состав почти каждого белка. Аминокислот шесть групп: нейтральные, основные, кислые, содержащие серу, содержащие галоиды, и иминокислоты. К нейтральным относятся: гликокол или глицин — аминокислота, аланин — α -аминопропионовая, серин — β -гидрокси- α -аминопропионовая, валин — β -диметил- α -аминопропионовая, лейцин — α -аминоизо-капроновая, изолейцин — β -метил- β -этил- α -аминопропионовая, норлейцин — α -аминокапроновая, фенилаланин —

β -фенил- α -аминопропионовая, тирозин — ρ -гидроксифенилаланин, триптофан — β -индол- α -аминопропионовая, треонин — α -амино- β -гидрокси- p -масляная. К основным относятся: лизин — α - ε -диаминокапроновая, аргинин — δ -гуанидин- γ -аминовалериановая, гистидин — β -амидоазол- γ -аминопропионовая. К кислым относятся: аспарагиновая — α -аминоянтарная и глутаминовая — α -аминоглутаровая кислоты. Серу содержат: цистин — ди- β -тио-аминопропионовая и метионин — γ -метилтиол- α -амино- p -масляная кислоты. Иод содержат: иодогоргоновая кислота — 3,5-диодтирозин и тироксин — β -[3,5-диод-4-(3,5²-диод-4²-гидрокси-фенокси-)-фенил]- γ -аминопропионовая кислота. К иминокислотам относятся: пролин — α -пирролидин-карбоновая и гидроксипролин — γ -гидрокси- α -пирролидин-карбоновая кислота. Кроме этих аминокислот, в продуктах гидролиза белков получены аммиак, дикетопиперазины — кольчатые продукты конденсации двух аминокислот — и углеводы, входящие повидимому в состав самой молекулы белка, и среди них манноза, галактоза, глюкоза и их смеси. Указывают между прочим, что может быть осторожнее говорить, что белок не разлагается на аминокислоты, но что аминокислоты возникают при его разложении.

С точки зрения питания и обмена различают белки полноценные и неполноценные. Питательная ценность белка, то есть способность его к специфическому для потребителя усвоению, зависит не столько от его перевариваемости, сколько от строения составляющих его аминокислот, и чем ближе аминокислотный состав пищевого белка к такому же составу белков потребителя, тем большая часть его используется для роста и восстановления тканей; и если определенная аминокислота не может быть синтезирована потребителем и не входит в состав пищевого белка, то рост и восстановление тканей становятся невозможными; поэтому основная биологическая ценность пищевого белка определяется содержанием в нем тех аминокислот, которые не могут быть построены организмом потребителя; аминокислоты, которые должны присутствовать в пище в готовом виде, называются «необходимыми». К последним относятся: триптофан, активно регулирующий скорость обмена и, повидимому, участвующий в образовании гемоглобина; лизин, увеличивающий скорость роста; гистидин, дающий начало гистамину — веществу чрезвычайно много-сторонне активному; метионин и цистин, являющиеся основными поставщиками серы; треонин, действующий на рост; фенилаланин, дающий, вероятно, материал для образования важных для гормональной регуляции адреналина и тироксина; лейцин и изолейцин. К так называемым «заменимым» относятся: гликокол, серин, аргинин, тирозин, пролин, аспарагиновая и глутаминовая кислоты. Животные, не способные строить в своем теле тех или иных необходимых кислот, среди них в большинстве циклических, называются «лишенными циклопоза» и черпают эти аминокислоты главным образом из мира растений.

Усвоение белков в высшей степени сложно; тело животного из продуктов переваривания пищевых белков строит свои, новые белки, создавая сообразно своим особенностям иные комбинации из аминокислот и полипептидов; из последних уже в стенке кишечника образуются белки общего типа — глобулины, альбумины полостных жидкостей; кровь или гемолимфа доводит их до клеток тканей, которые синтезируют из них свои соединения и, наконец, усваивают — строят с вою протоплазму. Все клетки специфичны и строят свои специфичные белки; на эту цель именно белки

особенно пригодны, ибо комбинаций их — невероятное множество; углеводы тела общи, жиры уже специфичнее, содержащие азот липиды и фосфатиды еще специфичнее, белки же специфичны и разнообразны бесконечно.

Белок из 20 аминокислот, из которых каждая встречается в цепи только раз, имеет 23.10^{17} изомеров; белки еще со сравнительно малым молекулярным весом, содержащие от 288 до 576 аминокислотных остатков, в каждой молекуле различных, не больше 22, имеют уже фантастически огромное число изомеров. Далее, по мнению многих, одним из неизбежных условий создания ж и в о й протоплазмы является вхождение в белковую частицу фосфора, и только нуклеопротеиды — живые организованные белки.

Высказан принцип, по которому обмен веществ вообще есть преимущественно обмен белковый: он является двигателем всех других направленных смен веществ в организме и обуславливает их; вместе с тем он является, вероятно, феноменом первичным; на этот вывод указывает, например, тот факт, что в яйце, как в форме организма простейшей и первичной, белковый обмен обуславливает все развитие и оказывается поэтому несомненно первичным, а вместе с тем и почти единственным (Демяновский). Белки выполняют все многосторонние функции обмена: они представляют основу жизни, они нужны для роста и восстановления и они же, в дополнение к углеводам и жирам, служат источниками энергии. Но нельзя отказаться от ограничения, что белковый обмен — это главным образом обмен построения, жировой же и углеводный — обмен производства энергии. Позволительно думать, что в зрелом, установившемся организме содержание белков постоянно и что приблизительно же постоянно и количество белков, необходимое для восстановления тканей.

Существует представление о предельном количестве белка, используемого клетками — коэффициенте изнашивания; он представляет минимальные количества белкового вещества, которые постоянно тратятся через окислительное дезаминирование на энергетические потребности, а затем на синтез белковых активаторов, например ферментов. Далее, азотистым равновесием называется положение, когда количества выведенного и введенного азота равны; у растущего организма оно нарушено в сторону введенного азота, при голодании — обратно. Но белки пищи, часто сильно отличающиеся от белков тканей потребителя, не могут быть использованы прямо для структурных целей, и поэтому они, вместе с избыточными белками, идут на энергетические надобности.

Среди насекомых белковый обмен развит широко и разнообразно; один из лучших его исследователей считает, что белковый обмен в физиологии гусеницы тутового шелкопряда является решающим и необычайно резко выраженным, что едва ли найдется другое животное с таким обширным белковым обменом и что необычайная по количеству продукция шелка есть непосредственное его следствие, ибо все производство кокона совершается на счет белков тела; углеводный обмен и жировой имеют вполне подчиненное значение, и само накопление гликогена в теле гусеницы при завивке кокона можно объяснить таким обилием белков, что часть их переходит в гликоген (Демяновский).

Повидимому, главная масса продуктов переваривания — г и д р а т а ц и и — белка подвергается обратной регенерации — е г о а н г и д р и-

р о в а н и ю — уже при прохождении сквозь стенку кишечника, причем строится белок уже более или менее специфичный для потребителя (§§ 51—53); ангидрирование белков производится, вероятно, теми же ферментами, которые и гидролизуют их. Белки плазмы гемолимфы представляют белковые вещества, находящиеся в движении по телу, и иногда противопоставляются, под названием *циркулирующих*, белкам *фиксированным*, вошедшим в состав тканей; альбумины гемолимфы, несмотря на некоторую их специфичность, все же можно признать за белки в значительной степени безразличные, идущие на питание тела; может быть они синтезируются непосредственно в эпителии кишечника; глобулины же гемолимфы уже более специфичны и представляют продукт дальнейшей ассимиляции.¹

Данных по дальнейшему течению промежуточного белкового обмена у насекомых нет; можно лишь априорно, но с полным основанием утверждать, что построение как новых количеств белка, так и новых его форм происходит уже в недрах тканей разных органов, а не в кишечном эпителии и не в плазме гемолимфы; это можно заключить хотя бы из обильного наличия в гемолимфе аминокислот, идущих на построение полипептидов и белков (§ 65).

§ 120. Содержание белков и других азотистых соединений. — По содержанию белков в теле насекомых данных мало, и специфически виды белков почти никогда не характеризованы; этот недостаток связан отчасти с тем, что и содержание азота и специфический его состав колеблются очень сильно и даже больше за время развития и метаморфоза, чем индивидуально или от вида к виду.

По содержанию общего азота: гусеница молочайного бражника содержит азота, в процентах на живой вес, 1.30—2.62, куколка 2.94, бабочка 4.86—5.34 (Abderhalden); гусеница тутового шелкопряда на сухой вес 11.23, куколка 8.87 и бабочка 10.49 (Inoue); жук *Melolontha vulgaris* на живой вес 3.23—3.48 (Dingler) или 3.67 (Словцов), он же на сухой вес 9.57—12.07 (Dingler), 11—12 (Fricker), 11.06 (Pagnoul); *Schistocerca paranensis* на сухой вес 11.2 (Kuenckel d'Herculais), *Lepidoderma* на сухой вес 10.2 (Jarvis); *Palingenia laticauda* на сухой вес 12.08 (Zaitschek); гусеницы *Pieris brassicae* на живой вес 1.82—1.90; домашняя пчела от 2.7 до 3.06 на живой вес и от 10.78 до 11.08 на сухой (Parhon); личинка *Chironomus tentans* около 7.36 на сухой вес; личинки *Corethra punctipennis* около 10.74 на сухой вес; жуки *Gyrinidae* 5.74; клопы *Belostoma*, *Notonecta* и *Corixa* 9.94 на сухой вес (Birge и Juday). Из этих чисел можно вывести общее заключение, что содержание азота в среднем равно 10⁰/₀ на сухой вес насекомого. Гусеница тутового шелкопряда усваивает азота из общего его

¹ На основании цитологических наблюдений альбуминогенная функция приписывается также и клеточной зернистости гемоцитов, которая дает начало якобы белкам плазмы; там же, где гемоциты отсутствуют, например у личинок *Chironomus*, *Cecidomyia*, роль образующего белки гемолимфы органа приписывается части жирового тела, окрашенной в зеленоватый цвет, клетки которой заключают зерна, подобные зернам гемоцитов (Cuénot).

содержания в листьях шелковицы 62.31%, а выбрасывает 37.69% (Lo Monaco). Личинка *Callidium*, питающаяся камбием дуба, содержит азота 4.637%, в то время как в камбии его содержание равно лишь 0.49; из которых 0.351% находится в экскрементах (Grandis и Muzio).

В куколке тутового шелкопряда содержится, в процентах сухого вещества: сырого белка 59.4, форм азота, в процентах к общему азоту — азота гуминовых веществ, так называемого «фолинова азота» 17.1, азота α -аминогрупп 52.13, азота моноаминокислот 59.84, азота, осаждающегося фосфовольфрамовой кислотой, 21.81; большой процент фолинова азота представляет, вероятно, амидный азот белков; следовательно куколки сильно амидированы (Каширских).¹ Взрослая пчела при выходе из куколки содержит белков, в процентах живого веса, 2.2; фуражирующая пчела, с совершенно развитыми летательными мышцами, 3.2 (Keller-Kitzinger); жук *Melolontha vulgaris*, в процентах живого веса, 17.13; шмели 18.11; *Libellula cancellata* 13.22 (Словцов); сырого белка у личинок *Chironomus tentans* и *Corethra punctipennis*, в процентах от общего количества органического вещества, от 48.5 до 72.94 (Birge и Juday).

Вопрос о переустройстве белков пищи также чрезвычайно сложен; углеводы и жиры могут дать лишь безазотистый материал для построения аминокислот; вопрос поэтому ставится более узко — о построении аминокислот. Почти все данные по их содержанию в теле насекомых относятся к разным фазам тутового шелкопряда и связаны производством шелка: в табл. 38 сведены данные по аминокислотам хориона яйца (Tomita), гусеницы (Abderhalden и Dean) и бабочки (Abderhalden и Weichardt) этого шелкопряда; есть данные и по аминокислотам куколки (Takahashi, Yamamura, Inoue). Более подробно содержание тирозина для шелкопряда отмечено в следующих числах процентов: в яйцах 3.81, по другим определениям от 5.7 до 7.5; в гусеницах от 2.4 до 3.11; по другим определениям от 2.76 до 3.08, с наибольшим содержанием у пятой фазы и с повышениями во время линек от 2.99 до 3.41 и перед завивкой кокона 4.83; в куколке от 2.84 до 3.30 (Демяновский и Прокофьева).

В этой таблице отсутствует триптофан, хотя есть указания на его присутствие в 1.2% в куколках (Wada) и на колебания при метаморфозе (Nakajima). Новейшие исследования отметили полностью как его присутствие, так и колебания в разных стадиях, в процентах: в яйцах или 1.5, или по другим определениям от 2.18 до 2.62; в их хорионе после выхода гусениц 2.8, по другим определениям 4.07; в гусеницах перед выходом из яйца 1.57; в трех первых фазах в среднем от 1.1 до 1.3; причем во второй 1.08, в третьей от 1.18 до 1.2, в четвертой от 0.99 до 1.04, в пятой от 1.01 до 1.09; во время второй линьки 0.92, во время третьей 0.82, четвертой 1.0; в куколке 1.42; в бабочке 0.7, по другим определениям 1.27 (Демяновский и Прокофьева); отмечено далее, что у слабых или больных гусениц в составе их шелка выделяется гораздо более триптофана, чем у здоровых: организм

¹ По другим данным, эта куколка содержит, в процентах, сырого белка 54.38; жира 22.7; углеводов 18.12; золы 4.8; в этой последней: фосфорной кислоты 3; поташа 4 и азотистых соединений 10 (Черфас).

реагирует на неблагоприятные условия иным расщеплением белков (Демяновский).

Таблица 38

Аминокислоты	Хорион	Гусеница	Бабочка
Гликокол	13.72	10.20	3.50
Аланин	3.80	8.70	3.20
Валин	0.28	1.70	1.70
Лейцин	1.46	4.80	8.50
Пролин	2.17	1.50	4.00
Фенилаланин	0.69	2.40	2.70
Аспарагиновая	0.37	1.60	2.70
Глутаминовая	4.16	3.50	5.70
Серин	1.10	—	—
Тирозин	11.39	4.30	1.60
Аргинин	0.19	—	—
Гистидин	Следы	—	—
Лизин	0.39	—	—

Кроме тутового шелкопряда, динамика триптофана более или менее прослежена при метаморфозе *Calliphora*; оказалось, что вопреки мнению, будто триптофан у беспозвоночных вообще не образуется, а всегда является вводным, у *Calliphora* за время кукольного покоя, то есть после прекращения приема пищи, его количество дает максимум на четвертый день, что указывает на его образование в куколке (Jezewska); это наблюдение подтверждает предположение, что триптофан частично синтезируется в теле и тутового шелкопряда (Демяновский).

Из других аминокислот лейцин указан: у *Melolontha vulgaris* (Ackermann, Kutscher и Ackermann), в меконии *Hyloecus pinastri* и в личинных шкурках *Cossus cossus* (Schwarzenbach), в вонючих выделениях *Eciton* (Melandier и Brues); лизин вместе с путресцином, то есть диаминобутаном, и аргинин — у *Melolontha* (Ackermann, Kutscher и Ackermann), и лейцин как экскрет — в мальпигиевых сосудах (Marchal, Sinéty, Veneziani).

Большой интерес представляет наблюдение, что при отходе определенных аминокислот на производство какого-либо секрета, например шелка, состав белков тела испытывает значительные изменения; так, у зрелых гусениц тутового шелкопряда белки тела состоят, в процентах, из: гликокола 10, аланина 8.7, тирозина 4.3, валина 1.7, лейцина 4.8, аспарагиновой кислоты 1.6, глутаминовой кислоты 3.5, фенилаланина 2.4, пролина 1.5; шелк кокона состоит главным образом из аланина, гликокола и тирозина; в результате его выделения белки тела бабочки оказываются сильно измененными и состоят из: гликокола 3.5, аланина 3.2, тирозина 1.6, валина 1.7, лейцина 8.5, аспарагиновой кислоты 2.7, глутаминовой кислоты 5.7, фенилаланина 2.7 и пролина 4 (Abderhalden). Эти числа в приложении к вопросу о построении аминокислот позволяют отрицать мнение, будто о новообразовании их не может быть и речи (Abderhalden и Dean), так как в куколке и новорожденной бабочке по сравнению с гусеницей отмечено, наряду с падением гликокола, тирозина и других, повышенное содержание лейцина, пролина и других (Abderhalden и Weichardt).

§ 121. Построение белков тела. — В животном организме возможен и происходит синтез аминокислот, а из них — белковых тел, например синтез гликокола из аммиака или его солей и безазотных продуктов распада углеводов, например кетокислот; возможен процесс и обратный окислительному дезаминированию: от кетокислоты, аммиака к аминокислоте; но точных сведений мало. Если реакция белок → пептиды → аминокислоты обратима, то протеолитические ферменты как катализаторы должны ускорять достижение равновесия в ней с обеих сторон, то есть катализировать и синтез белков. Несомненна крайняя специфичность действия ферментов этого синтеза, ибо фермент из другой ткани оказывается для данной ткани уже неактивным; спецификация тканевых ферментов является, очевидно, местной, ибо белки разных органов также отличны один от другого. Из этих соображений остается заключить, что вообще реставрация белков в их многообразных и специфических формах происходит несомненно во всех клетках и во всех органах живого тела. Но если организм может строить белки из аминокислот, то нет основания отрицать возможность такого построения также и из пептонов и альбумоз как первых продуктов гидролитического распада, а может быть и из еще менее дезорганизованных белков пищи, без их полного расщепления, путем обмена и перехода определенных комплексов их состава (Abderhalden). Отсюда возникли опыты кормления неполноценными белками и аминокислотами; получены следующие данные: гликокол усваивается гусеницей тутового шелкопряда (Pigori); прибавление к ее пище гликокола, аланина и тирозина дает больший выход шелковой нити (Казанцев); при кормлении ее теми же аминокислотами, а также триптофаном и казеином, наилучшее усвоение дает тирозин и триптофан; паек с этим последним сокращает время выкармли на 2—5 дней, а кормление тирозином дает наивысший вес коконов (Демяновский и Платова); прибавление к пище тутового шелкопряда цистина, а к пище дубового шелкопряда гликокола дает отрицательное действие (Демяновский). При выводах из этих опытов имелось в виду, что гликокол идет преимущественно на производство механических функций, триптофан и цистин непосредственно влияют на рост, а аланин и тирозин уходят в значительном количестве на производство шелковой нити; в общем опыт кормления в течение двух поколений и двух лет дал в результате увеличение размеров и веса гусениц, но падение количества и качества шелка; все эти работы не только приводят к заключению о возможности первичного синтеза аминокислот в организме шелкопряда, но и обещают выяснить факторы белкового синтеза; наиболее выраженным местом процессов аминирования и дезаминирования в гусенице дубового шелкопряда являются, вероятно, внутренние слои жирового тела; построение тканевых белков у куколки дубового шелкопряда происходит, повидимому, из готовых уже в гусенице аминокислот, а может быть и из полипептидов (Демяновский).

К этим исследованиям примыкают опыты кормления неполноценными белками. Личинки *Calliphora* на растворе подщелочного технического пептона, то есть собственно альбумоз с примесью пептонов, развиваются, но медленно; лучшие результаты получаются при прибавлении мясного

экстракта и крахмала (Богданов). На том же техническом пептоне нормально развиваются личинки комнатной мухи (Аксинин). Удалось вывести одиннадцать поколений *Calliphora* исключительно на человеческих экскрементах; из чего можно сделать вывод, что это насекомое может строить белки из очень одностороннего набора аминокислот, а может быть и из более простых азотистых соединений (Богданов); впрочем культура эта проводилась в среде неасептической.

На черном таракане и прусаке произведены опыты воспитания на безазотистой пище и на пище с различными полноценными и неполноценными белками; брались смеси, в процентах: 1) 18 яичного белка, 56 крахмала, 20 сахарозы, 2,3 желозы и 3,7 солей — нормальная синтетическая пища без витаминов; 2) из 20 желатина, 56 крахмала, 20 сахарозы и 4 солей — пища, в которой полноценный белок заменен неполноценным; 3) из 15 гликокола, 61 крахмала, 20 сахарозы, 4 солей — пища с одной простейшей аминокислотой; 4) из 96 сахарозы и 4 солей — пища без азота; 5) из 66 крахмала, 30 сахарозы и 4 солей — то же; 6) из 96 яичного белка и 4 солей — пища без углеводов, но с полноценным белком; 7) из 96 желатина и 4 солей — пища без углеводов и с неполноценным белком; 8) из 5 желатина, 65 крахмала, 26 сахарозы и 4 солей; в результате тараканы на лишенной азота пище жили полгода, но не прибавились в весе; на диете восьмой их рост был очень замедлен; на диетах шестой и седьмой они быстро погибали; прибавление к полной синтетической диете, первой, масла и дрожжей или облучение пищи ультрафиолетовым светом не давало ускорения роста, который отмечался только в течение первой трети личиночной жизни; зрелости из всех особей достигла только одна самка прусака, с опозданием на 45 дней сравнительно с нормой (Zabinski); результаты всех опытов не чисты из-за возможности вмешательства в них симбионтов и микробов среды (Демяновский).

Несмотря на то, что диета из одних аминокислот шелка, без жиров и углеводов, достаточна для нормального развития жуков *Anthrenus*, их личинки не выдерживают кормления одним желатином, а на казеине живут долго, но дают лишь немногих имаго (Abderhalden); впрочем участие симбионтов при этом не удостоверено, и все наблюдения подлежат переисследованию.

Личинки *Drosophila melanogaster* при воспитании их на совершенно безазотистой среде или на среде лишь с 0.008% азота первые дни слегка растут, но затем наступает гибель; прибавление небольшого количества одной или двух аминокислот, например глутаминовой или аланина, или же аммонийной соли винной или янтарной кислоты, либо смеси одной из аминокислот с одной из этих солей, восстанавливает развитие вполне (Loeb); если бы эти опыты были произведены асептически, чего не было, то они указывали бы на способность *Drosophila* синтезировать белки из простейших азотистых соединений. В безусловно стерильных условиях эти личинки требуют дрожжевых белков, богатых нуклеопотеидами, и дают плодovitых мух, уже не нуждающихся в них и выживающих на агаре с сахаром даже лучше, чем на дрожжевом агаре (Baumberger); дрожжи как питательная среда представляют богатый набор белковых тел и продуктов моноаминокислотного распада; таким образом *Drosophila* не обнаруживает больших, чем у других животных, синтетических способностей (Baumberger). Дальнейшие опыты с личинками той же мухи показали, что полные белки вроде, мышечных, фибрина, казеина, гарантируют нормальный рост

и развитие; несовершенные протеиды, вроде желатина, останавливают рост; аминокислоты могут быть использованы, причем триптофан и цистин безусловно необходимы уже и для молодых личинок; однако искусственные смеси аминокислот, даже и очень полные по составу, недостаточны; прибавка недостающих аминокислот к несовершенным протеидам дает положительный результат; при использовании серицина действуют тормозящие, повидимому неизвестные примеси (Lafon). При воспитании личинок *Drosophila* на пептоне не развивается их жировое тело; прибавление к пептону декстрина, гликогена, сахаров не вызывает развития жиров, но мухи становятся долговечнее и более плодовитыми; искусственная пища с прибавлением жиров вызывает лишь незначительное образование жирового тела, но нарушает общее развитие; наилучшее действие производит прибавление лецитина из яичного желтка: личинки быстро растут, развивают обильное жировое тело, окукляются, хотя и со значительным опозданием; имаго также с успехом питаются лецитином и кладут яйца; пища из пептона, лецитина и указанного выше набора солей представляет из искусственных сред наиболее благоприятную (Guyénot).

Углеводный обмен и резервы

§ 122. Вводные положения. — Углеводы или глюциды терминологически разделяются на: озы, от триоз до гептоз, — моносахариды; озиды, сцепления оз между собою, — олигосахариды; голозиды — полисахариды; гетерозиды — сцепления оз с не-углеводами — глюкозиды; полиозиды — конденсированные полиморфные голозиды, клетчатка, крахмал. Очень большое число углеводов всех этих групп является усвояемым для животного организма и входит в состав его тела как в виде метаболитов, так и в виде резервов, равно как и входит в состав живой протоплазмы. Источниками углеводов тела животного служат прежде всего углеводы растений, вырабатываемые помощью хлорофилла из углекислоты и воды через формалдегид или метанал вплоть до крахмала и клетчатки, а затем белки и жиры пищи и тела.

Вопрос о пищевой ценности и усвояемости углеводов прослежен на пчеле методом сравнения длительности жизни при кормлении химически чистыми сахарами: без пищи пчела выдерживает 1.7—4 дня, на декстрозе 8.3, на левулозе 8.9, на сахарозе 7.6, на мальтозе 6.9, на трегалозе 8; не усваиваются ею: из моносахаридов — галактоза и, вероятно, манноза; из дисахаридов — лактоза; из трисахаридов — раффиноза, но усваивается меллицитоза; полисахариды в виде крахмала, инулина, декстринов не усваиваются, равно как и пентозы в виде рамнозы, ксилозы и арабинозы (Phillips).¹

¹ Из природных сахаров в нектаре — сахарозы, глюкозы и фруктозы, а в медвяной росе — сахарозы, глюкозы, фруктозы, меллицитозы, трегалозы, маннита, дульцита, раффинозы — пчела утилизирует все, кроме дульцита; своеобразно, что безвкусные ксилоза и арабиноза практически равны по значению тростниковому сахару; пентозы оказываются вовсе неусвояемыми, и, наконец, значительные различия в усвояемости отмечены по отношению к дисахаридам и трисахаридам, обусловленные, без сомнения, присутствием или отсутствием соответствующих им ферментов (Vogel).

Высказывается мнение, что усваиваются пчелой только те непривычные для нее виды сахаров, которые на ее вкус сладки; но при опытах с безвкусными сахарами, которые скармливались в смеси с сахарозой, обнаруживалось их усвоение; манноза действует даже вредно, хотя сорбит наоборот удлиняет жизнь; делается вывод, что вкус руководит пчелой при выборе пищи только для нее полезной и что физиологические свойства простых сахаров обнаруживают для позвоночных и насекомых значительные сходства (Vogel). На личинках пчелы произведены подобные же опыты; если срок выживания на воде принять за единицу, то сахароза даст наивысшее число, 7.5, левулоза 4.7, мальтоза и мелецитоза 4.3, декстроза 4.0, мед 3.6, трегалоза 3.1, декстрин 2.9, галактоза 1.9, лактоза 1.7, гликоген 1.1 и крахмал 0.9 (Bertolf). Оба приведенные результата обычно толкуются лишь как следствие отсутствия или наличия соответствующих гидролитических ферментов (§ 21), хотя, с другой стороны, совершенно неожиданно то, что личинки способны усваивать декстрин, галактозу и лактозу, чего не могут делать взрослые пчелы, а также факт усвоения обеими фазами таких углеводов, как мелецитоза и трегалоза, которые наверное не попадают в их нормальной диете в природе (Phillips).

Имаго *Calliphora* на воде при 26° гибнет через 2—3 дня, на растворе тростникового сахара выживает 1—2 месяца, на лактозе и ксилозе 1—2 недели; мухи не используют из моносахаридов сорбозу, из дисахаридов целлобиозу, из пентоз арабинозу и рамнозу, из полисахаридов инулин, из алкогелей эритритол, дульцитол, инозитол; эти результаты объясняются допущением, что целлобиоза оказывается совершенно непитательной; ферменты, гидролизующие α -глюкозиды и α -галактозиды, присутствуют вместе со слабой β -галактозидазой, действующей на лактозу, но что β -глюкозидаза, действующая на целлобиозу, отсутствует (Fraenkel). Для *Calliphora* присутствие белка повышает питательность фруктозы; наибольшей питательной ценностью обладает глюкоза, за ней идут фруктоза, сахароза, раффиноза, маннит, крахмал (Кожанчиков).

§ 123. Гликогенный обмен. — Сложнейшей и наиболее полной формой веществ углеводного обмена в теле насекомого является гликоген — полисахарид, аналогичный крахмалу и переходящий при распаде через ряд продуктов до углекислоты и воды; первыми физиологическими продуктами являются глюкоза и фосфорные эфиры гексоз; процесс фосфорилирования — это первая фаза анаэробного распада углеводов в мышцах, идущего до молочной кислоты; вообще углеводный обмен имеет важное значение в процессах мышечного сокращения. Гликоген у насекомых и во всех их фазах распространен, повидимому, всюду, но значение его мало изучено (Snodgrass); он представляет собою преимущественно резерв, накапливающийся главным образом в клетках жирового тела и мобилизующийся при усиленной работе и особенно при метаморфозе. Большие отложения гликогена прежде всего отмечены в жировом теле личинок мух (Bernard), затем черного таракана и гусеницы тутового шелкопряда (Anderlini). Количественные определения его даны для следующих объектов: зрелая личинка *Gastrophilus* содержит гликогена 31% живого веса (Kemnitz), то же рабочей пчелы 33.48, трутня 25.5% (Straus); взрослая пчела содержит гликогена всего 0.14—0.21% (Parhon) или 0.3—0.9 (Beutler). Содержание

гликогена и глюкозы в теле клопа *Pyrrhocoris apterus* в летние месяцы достигает 10% сухого веса, в ноябре оно падает до следов, а весной снова быстро поднимается (Mociuca). Но у большинства объектов, например у личинок *Ophyra* (Tangl), *Calliphora* (Weinland), *Lucilia* (Evans), *Bombyx mori* (Needham), *Malocosoma* (Rudolfs), гликогена гораздо меньше — менее 5% сухого веса.

Обмен углеводов, в частности гликогена, и образование продуктов их становления и распада, в виде явлений обмена промежуточного, наиболее полно исследованы на гусенице тутового шелкопряда. После первого указания на присутствие вообще безазотистых веществ (Péligot) и на их общую динамику (Kellner) внимание было обращено на глюкозу в гемолимфе и тканях: ее появление к концу пятой стадии (Bataillon и Couvreur) или ее отсутствие вплоть до завивки кокона и наличие у куколки и постоянное присутствие у бабочки (Vaney и Maignon); далее отмечены колебания гликогена в разных стадиях (Dubois и Couvreur) и участие его в образовании жира (Kaneko); наконец произведены более подробные исследования над другими продуктами промежуточного обмена — пировиноградной или пирувиновой кислотой (Демяновский и Гальцова), молочной кислотой (Рождественская), ацетальдегидом (Рождественская), метилглиоксальем (Демяновский, Смолин), причем указан ход изменений некоторых из них для всех фаз. Гликогенный обмен у этого насекомого характеризуется высоким содержанием гликогена у зрелой гусеницы, которое наступает внезапно в начале метаморфоза и вне прямой зависимости от питания: за четыре дня гусеница почти удваивает его содержание; сахар появляется к периоду нарастания гликогена, и повышение обоих идет параллельно, хотя, когда содержание гликогена падает, содержание сахара еще нарастает и достигает максимума за несколько дней перед выходом бабочки (Bataillon, Bataillon и Couvreur); гликоген наверное строится из углеводов пищи еще в кишечном эпителии; за время линек и при окукливании он распадается настолько, что у бабочки остаются только следы его (Kaneko).¹ Указывается далее, что запасы гликогена у гусеницы шелкопряда отлагаются преимущественно в жировом теле, в других же органах немного; жировое тело можно поэтому рассматривать как место, где происходит первичный синтез гликогена из моносахаридов, и сравнивать с печенью позвоночных (Богоявленский).

Химический состав тела личинки рабочей пчелы очень близок к составу ее пищи (§ 42), что указывает на весьма полное усвоение последней; главным резервом у нее является гликоген, количество которого к концу личиночного периода доходит до 33.48% сухого веса; жиров накапливается 18%; таким образом в виде резервов оказывается около половины сухого вещества; при сравнении состава личинки с составом пищи (Planta; § 42) ясно,

¹ Есть указание, что за время метаморфоза шелкопряда гликоген образуется отчасти также из жиров (Bataillon и Couvreur); однако у куколки с момента окукливания содержание гликогена постепенно падает, доходя до 0.2% первоначального, и параллельно этому падает также и количество жира (Kotake и Seta); так что и в данном случае образование углевода из жира нельзя считать доказанным.

что белок весь получается из пищи, жир должен добавляться еще и из другого источника; гликоген доставляется пищей; при окуклинии около 95% его расходуются, но количество азота повышается вследствие убыли общего веса; у трутневых личинок накапливается больше жира и меньше гликогена — с 6.5 до 25.5% по сравнению с 7 до 33 % у рабочих; при сравнении состава трутневой личинки с составом получаемой ею пищи (Planta) ясно, что понижение содержания гликогена объясняется меньшим содержанием в пище сахаров; при окуклинии расходуется главным образом гликоген; в общем при метаморфозе трутня расходуется 28 мг гликогена, в то время как у бесплодной рабочей 8.4 мг; такое преобладающее значение гликогена в метаморфозе пчелы приписывается вообще преобладанию углеводов в ее пище (Straus).

Что касается источников гликогена, то для пчелы, как только что указано, их видят в изобилии углеводов в пище (Straus); то же для гусениц тутового шелкопряда при образовании гликогена уже в эпителиальных клетках кишечника (Kaneko); для личинки желудочного овода (Kemnitz) и личинок *Musca vomitaria* (Kuelz) источниками гликогена указываются белки пищи.

Как весьма доказательный пример отношений между образованием углеводов и жиров при чисто белковом питании, равно как и зависимости этого образования от кислорода, служат данные из наблюдений над личинкой желудочного овода лошади *Gastrophilus* (Kemnitz); «красное тело» личинки содержит гемоглобин и принимает в себя до 90—95% вдыхаемого воздуха; личинка заглатывает выделения из наносимой ею раны, а иногда и кровь лошади; эти пищевые вещества дают в ее теле жиры и гликоген; состав ее тела за время развития представлен в табл. 39, в граммах на 100 г сухого вещества; из нее ясно, что за время развития происходит постоянное накопление жира и хитина и временное накопление гликогена, а затем его исчезание; гликоген образуется только в присутствии кислорода, недостаточный запас которого в желудке лошади повышается периодически, именно с приемами пищи; кислород поступает в красное тело, где окислительно и вырабатывается гликогенный запас на периоды аноксипноза;

Таблица 39

Личинки <i>Gastrophilus</i>	17 января	1 февраля	15 марта	7 июня
Белок	44.0	44.0	44.0	44.0
Жир	14.7	12.7	23.8	26.0
Хитин	5.1	6.8	6.5	9.0
Гликоген	25.9	31.1	30.7	16.0

при обилии кислорода жир сгорает, а гликоген образуется; при аноксипнозе же гликоген расщепляется и содержание жира нарастает без освобождения жирных кислот, связывающихся с глицерином; жиры из гликогена вырабатываются постоянно, даже при голодании личинки; при аноксипнозе во время голодания и при прочих равных условиях образование

жира по отношению к потребляемому гликогену идет даже сильнее, чем при оксибиозе; из этого следует, что у этого насекомого анаксиибиотический обмен веществ вовсе не представляет избыточного расходования, ибо редуцированные продукты, жиры, сохраняются на предстоящие оксибиотические периоды: такой обмен в опытах с голоданием дает на 100 г веса личинки *Gastrophilus* за сутки приводимые в табл. 40 числа, в граммах, а азота в миллиграммах (Kemnitz).

Таблица 40

Условия	Потеря веса	Выделение азота	Выделение углекислоты	Потеря гликогена	Прирост эфирного экстракта	Прирост петролейного экстракта
При оксибиозе	1.34	14	0.544	1.334	0.033	0.176
При анаксиибиозе	0.97	—	0.276	1.723	0.054	0.041

Из постоянства отношения между количествами углекислоты и исчезнувшего гликогена можно заключить, что в обоих случаях идет настоящий обмен гликогена; вероятно эти выводы можно перенести на нормально питающихся насекомых (Kemnitz, Jordan). Впрочем к этим выводам можно отнестись и скептически, видя в ожирении при анаксиибиозе некий патологический процесс (Kestner и Plant). Такая периодичность и смена оксибиотического существования на анаксиибиотическое прекращается вместе с окукливанием и жизнью куколки в среде, богатой кислородом, когда наступает расходование накопленного жира.

Гликоген образуется, очевидно, также и из белка, что доказывается, например, опытами на *Calliphora*; в живой каше из ее куколок в присутствии кислорода повышение содержания сахаров достигает 100%; процесс идет наиболее быстро при наименьшем исходном содержании сахара: если это содержание на 20 г кашицы дошло до 300 мг, то дальнейшего образования сахара не происходит (Weinland); косвенно эти данные подтверждены путем определения калорийности кашицы до и после опыта (Krimmacher и Weinland). Может быть большее значение имеют опыты на живых куколках *Calliphora* (Weinland); их данные согласуются с данными, полученными на *Ophyra* (Tangl); анализ куколок *Calliphora* в начале и конце их метаморфоза, то есть с интервалом в 13—14 дней, дал приводимые в табл. 41 числа, в граммах (Weinland).

В обоих рядах этих опытов определено выделение воды и углекислоты и из них вычислено потребление кислорода; кривые потери веса, выделения воды и углекислоты имеют общую форму: падение в первые два или три дня, остановка его на некоторое время на низком уровне и постепенный подъем при дыхательном коэффициенте в 0.714, соответствующем потреблению жира; следовательно за время метаморфоза куколки расход энергии покрывается почти исключительно жиром; далее, если допустить,

Таблица 41
Результаты анализов куколок *Calliphora* в начале (a) и в конце (b) их развития

	Вес			Сухое вещество			Экстракт петролейным эфиром			Гликоген			Хитин		
	a	b	разница	a	b	разница	a	b	разница	a	b	разница	a	b	разница
I ряд опытов: куколки исследовались 6 и 19 июня															
На 305 ку-	22.40	11.49	10.91	7.442	6.167	1.275	1.590	0.896	0.694	0.118	0.0387	0.1031	0.4975	0.7285	+0.2310
колок . . .															
На 100 г их	100.00	86.08	13.92	32.870	27.230	5.640	6.961	3.960	3.001	0.	0.1723	0.458	2.210	3.240	+0.030
веса . . .															
II ряд опытов: куколки исследовались 20 июня и 4 июля															
На 340 ку-	27.56	20.12	7.44	8.39	7.06	1.33	1.820	0.909	0.911	0.1632	0.00—	0.1632	0.6457	0.8964	+0.2507
колок . . .															
На 100 г их	100.00	73.00	27.00	30.46	25.64	4.82	6.661	3.324	3.337	0.6203	0.00—	0.6203	2.453	3.306	+0.853
веса . . .															

что весь эфирный экстракт состоял из триолеина, то в опыте ряда I на 0.694 г выделено 1.964 г углекислоты; это соответствует 1.83 г углекислоты на сгорание экстракта; в опыте ряда II на 0.913 г экстракта выделено 2.588 г углекислоты, из последнего числа 2.288 г падает на сгорание экстрагированного жира; гликоген исчезает полностью, и взамен его образуется хитин в количестве даже большем, чем могло его получиться из исчезнувшего гликогена; следовательно, гликоген идет на хитин полностью, а избыток его должен образоваться из белка, ибо в кашеце при достаточном количестве кислорода образуется сахар, очевидно только из белка; в экскретах имаго, в ряде II опытов, высчитывается на 340 личинок потеря 17.2 мг азота; после прибавления к этому числу 0.4 мг азота, нужного для образования хитина, получается 17.6 мг азота — количество, соответствующее 0.21 г белка; из этого количества некоторая часть и должна идти на образование углевода (Weinland).

В жировом теле *Tenebrio* гликоген появляется позже жировых и белковых включений и только в центральных областях жирового тела; максимальное его содержание падает на личинку в 2.8—3 см длины, а затем незадолго до окукливания он исчезает в центральных частях и остается в субгиподермальном слое в очень малом количестве; в куколке он появляется снова, но в малом количестве; у имаго — только у самца, у самки же он накапливается в яичниках; перед линьками субгиподермальные клетки от него свободны, а тотчас после линек он в них накапливается (Zakolska).

Рассмотрение потребления и восстановления гликогена, жира и содержащих азот веществ при анаэробном и восстановительном дыхании произведено на личинках *Chironomus thummi* во время зимовки и голодания; аэробное потребление гликогена выражается в 0.065—0.085% живого или 0.46—0.595% сухого веса; потребление же его при анаэробнозе равно 0.63—0.79% живого или 4.43—5.58% сухого веса за сутки; содержание гликогена снижается в мезенхиматических, прилегающих к мускулатуре тканях, в кишечнике и в мальпигиевых сосудах, но не в жировом теле; запас жира в аэробных условиях изменяется не закономерно; при анаэробном дыхании он в начальный период остается сравнительно неизменным, но при длительном сроке анаэробноза увеличивается; получающийся через переход гликогена в жир кислород служит для вторичного оксидноза при анаэробных условиях среды; количество азота после длительного анаэробноза оказывается относительно большим; вероятно поэтому, что и из азотистых веществ при анаэробных условиях также выделяется кислород; гликоген тела восстанавливается, очевидно, только из пищи, и обратного синтеза его не происходит; дыхание восстановления наверное не ведет к уменьшению запаса жира (Harnisch).

Образование и судьба гликогена в жировом теле прослежены и на личинках *Polistes gallicus*; зерна гликогена образуются внутри белковых сфероидов в трофоцитах жирового тела, и начинается это образование тотчас после запечатывания личиночной ячейки; в более поздние стадии эти зерна фиксируются, а к моменту выхода имаго исчезают; вместо них мелкие зерна образуются в цитоплазме; образование гликогена из белков

якобы несомненно; следовательно, жировое тело способно к расщеплению и синтезу резервных веществ, а не только к их откладыванию; запасы белков принимают участие в производстве углеводов во время кукольного развития; весьма вероятно, что гликоген идет также и на построение жиров; но идет ли непрерывное превращение белков в углеводы, а углеводов в жиры, необходимо еще доказать (Pardi).

По вопросу о гликогене есть также данные над гусеницей *Heliothis obsoleta*; различий в содержании гликогена при кормлении ее разными злаками нет; большее его содержание у зрелых гусениц сильно падает за время кукольного покоя вплоть до выхода имаго, по крайней мере при температуре в $5 \pm 1.6^\circ$; обратно, содержание воды в куколке повышено, вероятно в результате окисления гликогена (Ditman и Weinland).

§ 124. Обмен других углеводов. — По обмену прочих углеводов, в частности моносахаридов и дисахаридов, данных мало. Как указано, сахар появляется у гусениц тутового шелкопряда в период нарастания в них гликогена и нарастает параллельно с последним, однако продолжая свое нарастание и после падения гликогена и достигая максимума за несколько дней до выхода бабочки (Bataillon, Bataillon и Couvreur). По другим данным, ткани гусениц и свежих куколок не содержат ни следа глюкозы, которая затем появляется, но только в конце кукольного периода, нарастает и всегда наблюдается у бабочки; образование ее может быть ускорено анаэробными условиями (Maignon). У личинок мух перед окукливанием и после окончания приема пищи содержание глюкозы в жидкостях тела падает, чтобы к окукливанию подняться снова; вероятно в этот период наступает перестройка белков в углеводы при низком стоянии дыхательного коэффициента в 0.65 (Frew).

Однако, повидимому, во многих случаях превращения глюкозы в гликоген не происходит, и моносахариды из гемолимфы используются тканями непосредственно; так, у тутового шелкопряда нормальный оптимум сахара в гемолимфе поддерживается путем переваривания крахмала листьев, и прибавка к пище свободной глюкозы вызывает только гипергликемию и вредные от нее последствия в виде падения роста и продукции шелка. У позвоночных процесс превращения сахаров в гликоген связан со сложной нервно-гуморальной регуляцией со стороны печени, поджелудочной железы и выделяемого этой последней инсулина. При кормлении пчел сахарозой она не переходит в гемолимфу, но тотчас инвертируется в глюкозу; при голодании содержание глюкозы в гемолимфе падает через несколько часов и вообще вполне зависит от сахаров пищи, но не от возраста пчелы или сезона; во время фуражировки содержание ее высоко при малом количестве гемолимфы и пониженном весе тела; фуражирующая пчела с пустым зобом может летать до полного истощения углеводного запаса и окончательного использования сахара гемолимфы в течение 15 минут; восстановление глюкозы в гемолимфе происходит быстро после подкорма 17—70%-м раствором сахарозы; увеличение нагрузки при полете вызывает повышенное потребление сахаров (Beutler). Между прочим, различия в скоростях всасывания сахаров — глюкозы, галактозы, фруктозы, кси-

лозы и арабинозы, с отношениями между ними в 100 : 110 : 43 : 15 : 9, указывают на различия их химических превращений. Во всяком случае превращение моносахаридов в гликоген происходит уже в кишечной стенке при всасывании.

Углеводный, а также жировой обмен у имаго чешуекрылых рассмотрен на *Agrotis segetum*, *Pyrausta nubilalis* и *Loxostege sticticalis*; превращение углеводов в сильной мере зависит от половой зрелости самки и выражено наиболее ярко на четвертый и пятый день после выхода бабочки; сахар переваривается наилучше при кормлении 5—40%-м раствором во время созревания гонад и идет на образование жира в яйцевом желтке; число яиц у голодающих самок падает; при достаточном углеводном питании не бывает стерильных яиц; дыхательный коэффициент у самки при питании глюкозой всегда выше, чем при голодании; во время синтеза жира потребление свободного кислорода понижается, ибо на дыхательные процессы идет кислород, освобождающийся при построении жира; у пчел синтез жира выражен гораздо слабее, чем у чешуекрылых; превращение углеводов у последних имеет особо важное значение для их плодовитости (Кожанчиков).

Косвенные данные по углеводному обмену получены главным образом по методу воспитания имаго на разной углеводной и другой диете и подсчета длительности жизни и колебаний плодовитости. Для комнатных мух только растворимые сахара могут быть источником питания; они живут на растворе сахара 12—19 дней, на сыворотке 1.4, на желатине 2.1, на казеине 2.5, на пептоне 4.7 дня; в среднем муха потребляет 2.5 мг сахара в сутки (Винокуров); по другим опытам, те же мухи на сыром крахмале живут 2—4 дня и яиц не откладывают; на сахарозе живут дольше, но яиц также не откладывают; на сахарозе или глюкозе с прибавлением бульона или кровяной сыворотки получают наибольшие длительность жизни и плодовитость; на белковых растворах мухи отмирают через 1—8 дней; следовательно углеводы необходимы и для поддержки индивидуальной жизни и для созревания яиц (Glaser). С другой стороны, мухи *Stomoxys calcitrans* долго живут и откладывают яйца при питании только дефибринированной кровью или с прибавлением к ней гемоцитов; однако *Lyperosia irritans* выживает на дефибринированной крови только одно поколение и не откладывает яиц (Glaser). Также нельзя не отметить, что хотя откладка яиц *Drosophila* и обильнее на диете с сахарами, чем без них, но это благоприятное действие длится только в течение первых дней, более того яйца часто не жизнеспособны; поэтому вероятно, что сахар только стимулирует откладку яиц, даже неразвитых (Guyénot). У жука *Bruchus quadrimaculatus* число откладываемых яиц увеличивается на 30%, если самки пьют воду, и на 50%, если им давать воду с сахаром (Larson и Fischer).

§ 125. Промежуточный углеводный обмен. — Построение сложных углеводов из продуктов их расщепления и вообще пищеварения прослежено недостаточно; в виду того, что в плазме гемолимфы находятся только моносахариды, но уже в среднекишечном эпителии обнаруживается гликоген, приходится заключить, что местом его синтеза является также и этот эпи-

телей; в таком случае не понятно, какие процессы переводят его как бы обратно в моносахариды гемолимфы; по этому поводу высказывается сравнение среднекишечного эпителия по функции с печенью (Jordan).

В вопросе о промежуточных стадиях углеводного обмена в тканях большое значение имеет метилглиоксаль как промежуточный продукт распада сахаров по схеме: гексоза—глицериновый альдегид или глицераль—метилглиоксаль—его гидрат—пирувиновая кислота—молочная кислота; этот вопрос затронут только на гусеницах и куколках тутового шелкопряда, на которых произведены и количественные определения (Смолин). Динамика молочной кислоты прослежена по всем стадиям шелкопряда: в яйцах ее 40—43 мг на 100 г сухого вещества; за время эмбрионального развития количество ее нарастает, и при сопоставлении этого факта с кривой колебаний гликогена (Pigorini) ясна обратная взаимосвязь между этими веществами: трата гликогена начинается со стадии бластокинеза на 11—13-й день развития, и с этих же дней начинается подъем молочной кислоты; у гусениц максимальное количество кислоты приходится на середину каждой стадии, и периоды линьки связаны с ее минимальным количеством; максимальное ее количество приходится на дни от 7-го до 9-го в течение пятой стадии; в куколке количество молочной кислоты непрерывно падает, но при выходе имаго снова наблюдается ее подъем; при сопоставлении кривых колебаний в куколке молочной кислоты и гликогена (Vaneу и Maignon) обнаруживается полный параллелизм их хода; мужские гусеница и куколка содержат молочной кислоты меньше, чем женские (Рождественская).

Пировиноградная кислота, насколько об этом можно судить по опытам с кормлением ею личинок *Drosophila*, является усвояемой пищей и источником энергии и не может быть заменена, в отсутствии сахаров, кислотами янтарной, молочной, винной и особенно уксусной и муравьиной (Németh).

§ 126. Образование хитина. — Отдел обмена, дающего в результате выделение своеобразного содержащего азот углевода хитина, столь характерного для насекомых и членистоногих вообще, перенесен частью в главу о секреции, частью в главы об экскреции и метаморфозе; здесь уместно упомянуть только о следующем. Образование хитина представляет процесс чрезвычайной важности, ибо в своей недеятельной фазе, в виде покровов тела, он является веществом скелетных структур, причем эта недеятельность оказывается относительной, как это обнаруживается при более внимательном наблюдении личиночного процесса. Фактических данных по обмену, в результате которого отлагается из круга действий хитин, нет; тем более нет фактов промежуточного к хитину обмена; есть только естественные указания (Weinland), что исходным продуктом выработки хитина являются белки, а с другой стороны, гистологические картины не оставляют сомнения, что хитин, отлагающийся на поверхности гиподермы, является непосредственным продуктом белков протоплазмы гиподермальных клеток. Также есть указания, что часть жира куколок *Calliphora* также может идти на образование хитина, не распадаясь при этом до углекислоты и понижая таким образом дыхательный коэффициент, и что образование угле-

водов у личинки *Calliphora*, в общем небольшое, идет, вероятно, только в виде построения хитина, а в течение куколочной стадии потребление белков и углеводов идет нацело лишь на образование хитина; белков расщепляется вообще малое количество, и аминокруппа их дает уже мочевую кислоту, а не аммиак (Weinland).

Наконец, из мало исследованных углеводов указывается одно неопределенное вещество, отмеченное рядом с гликогеном в клетках жирового тела гусениц и мало растворимое; описание его не дано (Semichon). Своеобразно строение кантаридина, как β -лактона с одной свободной карбоксильной группой — вещества, принадлежащего в то же время к ряду сложных ароматических кислот, довольно широко распространенного среди насекомых; заслуживало бы изучения его участие в общем обмене и условия образования; однако его связи и происхождение совершенно не известны.

В заключение нельзя не упомянуть об исследованиях, по которым у куколок чешуекрылых *Papilio*, *Dellephila*, а также и у гусениц, но не в такой видной форме, существует якобы процесс образования углеводов, подобный фотосинтезу у хлорофиллоносных растений (Linden); куколки этих бабочек в атмосфере воздуха с примесью до 8% углекислоты прибывали в весе, вместо того, чтобы нормально убывать; прибыль доходила до 25% и объяснялась прежде всего поглощением атмосферной воды и затем фиксацией углерода и азота, причем углерода в гораздо большей степени; такому предположительному усвоению углерода и азота благоприятствует освещение, особенно красное, в то время как синее усиливает дыхательный процесс; при высокой температуре, сильно возбуждающей этот последний, явления «усвоения» углерода маскируются; но в период окукливания, когда дыхание понижено, ассимиляция углекислоты обнаруживается якобы с наибольшей ясностью; значение какого-нибудь пигмента в этом процессе не выяснено, некоторые детали и между ними увеличение веса позволяют допустить, что углерод при этой ассимиляции идет якобы на образование также и жиров. Столь сенсационные выводы из этих наблюдений вызвали поверочные исследования, которые указали на простые технические ошибки в наблюдениях и опровергли возможность заключения об усвоении углекислоты (Bruecke, Düring, Ansschuetz и Vimbach); по первому автору, разница в весе куколок в атмосфере углекислоты и в нормальных условиях должна быть объяснена наркотическим действием этого газа, который замедляет развитие и понижает обмен, в данном случае трату веществ. Повторение опытов с *Papilio* при более осторожной технике указало не на поглощение, а на выделение куколками углекислоты, тем меньшее, чем больший процент ее в окружающей газовой смеси; освещение при этом не играло роли (Bruecke); постановка подобных же опытов с куколками капустницы не дала описанных результатов (Dubois и Couvreur, Buytendijk).

§ 127. Резервы обмена и их локализация. — Понятие о запасах или резервах в организме возникло из допущения временной задержки процессов обмена и выхода веществ из общего и непрерывного их потока, равно как и из представления об их иммобилизации или стабилизации для последующих потребностей организма; это понятие основано на допущении регуляции всего обмена, охватывающей весь организм в целом. С этой общей точки зрения резервами могут рассматриваться накопления любых из веществ живого тела, включительно с зольными элементами, имеющих сколько-нибудь длительный срок существования. Наиболее заметны в теле насекомых резервы жиров, углеводов и белков, обыкновенно связанные с течением развития и ходом метаморфоза; наиболее типично

и полно выражены резервы жировые, затем резервы в виде углеводов, наименее — резервы белковые.

По вопросу о количестве резервных веществ и их стабилизации можно привести данные о них у личинок пчелы в разгар их питания и связанной с ним совершенно ничтожной, почти отсутствующей активности; в этот период почти все вещества их тела можно считать запасными и предназначенными на построение будущих активных органов. Сухое вещество личинки рабочей на пятый день ее возраста дает содержание жира до 15.98%, то же для личинки трутня на седьмой день 21.31%; на живой вес личинки трутня в 300 мг приходится в этот день жира 15.7 мг (Straus). Содержание гликогена на сухое вещество личинки рабочей на шестой день ее жизни равно 33.48%; то же для трутня на седьмой день 25.52%; на живой вес в 153.2 мг личинки рабочей в указанный день приходится 11.5 мг гликогена, а на живой вес в 300 мг трутневой личинки — 20.2 гликогена (Straus). Следовательно, в среднем резервы у личинки пчелы состоят на две трети из гликогена и на одну треть из жиров.

Наиболее типичными резервными веществами у позвоночных являются жиры; обильное или сверхсметное питание у насекомых также отмечается отложением жира и благодаря ему разрастанием жирового тела, которое издавна обратило на себя внимание гистологов и гистохимиков; но по вопросам о переходе жиров в резервное, до некоторой степени стабилизированное состояние и об обратной их мобилизации и биохимических сведений нет, и пути, по которым резервы стабилизируются и скопляются в жировом теле, не ясны; кормление пчел медом с треххлористым железом дает осаждение железа в жировых клетках, но не в энтоцитах (Кожевников); кормление платяной моли жиром с суданом III окрашивает жировое тело, очевидно, через ток гемолимфы (Sitowski).

Как специальную форму жировых резервов должно признать воск, в редких случаях отмеченный и внутри тела, в его клетках и тканях, а не как наружный секрет, так, внутри энтоцитов описываются жировые включения именно из воска, что дает повод называть их «восковыми» клетками — *ц е р о д е ц и т а м и* (Hollande), последние тем богаче воском, чем обильнее углеводами пища, содержат также рядом с воском и гликоген и аналогичны клеткам жирового тела, содержащим вместо восковых жиры другие (Hollande) Тестообразные выделения из сифонов тлей, имеющие в своем составе и клетки, также богаты воскообразным веществом (Мордвило), местом происхождения этих выделений является полость тела, и сами они, вероятно, являются дериватами жирового тела.

Обращают на себя внимание половые различия в явлениях общего обмена; количественно они отмечены лишь для тутового шелкопряда и главным образом по отношению к жировым запасам, которых всегда больше у самцов и во всех стадиях развития; у гусениц в содержании белков и глюкозы различий нет; количество глюкозы колеблется у обоих полов одинаково, и расход белков во время кукольного метаморфоза идет с одинаковой скоростью; но ход обмена гликогена и жиров различны: у самки — всегда больше гликогена, у самца — больше жиров, причем эта разница проявляется уже перед окукливанием и усиливается у куколки и особенно у бабо-

чек (Vaneу и Maignon); это неизменно обратное отношение и общее, непрерываемое наблюдение указывают на необходимость и в процессах жирового обмена видеть проявления химической, гуморальной регуляции.

Белки живого организма делят на активные и пассивные; вторые могут быть и резервными и структурными; в последнем случае они определяют микроструктуру клеточных образований; полноценностью обладают активные белки, тогда как резервные полноценны лишь относительно; пассивные могут быть и совершенно неполноценными. В противоположность позвоночным, накопление в тканях белков как резервов у насекомых обычно, и кристаллоиды и зерна их в виде клеточных включений весьма распространены. Так, в качестве резервов указываются гранулы и кристаллоиды белка в эпителии кишечника у личинки *Tenebrio* (Biedermann); они исчезают при голодании (Kollmann). В клетках жирового тела гусениц и куколок тутового шелкопряда обычны белковые включения, происходящие из их ядер; это их происхождение позволяет трактовать их как резервы (Paillot и Noël). У усача *Rhagonycha* (Semichon) и личинок перепончатокрылых (Schmieder) описаны и цитологически прослежены белковые включения в клетках жирового тела; в последних может быть и совершается белковый синтез (Schmieder). На запасы белков в виде сферических сростков в жировом теле указывают у светляка *Lampyrus* (Vogel). Белковые резервы накапливаются в трофоцитах жирового тела личинки *Culex* за время ее развития; у куколки и новорожденного имаго эти резервы видны, но исчезают после откладки яиц (Boissezon). Белковых резервов у имаго жуков *Malacodermata* больше всего при выходе их из куколки; у самца они исчезают тотчас после спаривания, у самки — после откладки яиц (Semichon). При превращении *Calotermes* наблюдается постепенное уменьшение белковых включений в клетках жирового тела и увеличение экскретов; то же и в перикардиальных клетках и в гиподерме (Montalenti).

В жировом теле пчелы между жировыми и белковыми включениями наблюдается своего рода балансирование: в одних стадиях преобладают белки, в других — жиры; можно сделать заключение, что это — «взаимно обратимые» резервы (Schnelle); кроме того белковые резервы переносятся из одних областей тела в другие: у молодых пчел при кормлении ими личинок сильно развиты глоточные, богатые белковым секретом железы; когда они атрофируются, белки переносятся в восковые железы и летательные мышцы (Beutler, Haydak).

Своеобразным и, разумеется, не первичным источником и местом нахождения белковых резервов оказываются мышцы летательной мускулатуры после сбрасывания крыльев у термитов и муравьев в результате их брачного полета; у муравьиных маток после сбрасывания крыльев крыловые мышцы подвергаются гистолиту, обусловленному появлением в гемолимфе соответствующих ферментов, а получившиеся в результате этого самопереваривания питательные вещества поступают в яичники, тотчас начинающие развиваться, равно как и поглощаются гемоцитами, которые внедряются среди мышечных волокон, охваченных гистолитом, и перестраиваются там, в виде столбчатой ткани из адипоцитов, в особые органы запаса пита-

тельных материалов, имеющие, повидимому, большое значение при замечательной долговечности этих насекомых (Janet); подобное рассасывание крыловой мускулатуры после брачного полета описано для многих муравьев (Haskins и Enzmann). У маток термитов белок атрофирующихся летательных мышц также идет на развитие гонад, частью дезаминируется и идет на образование жиров и углеводов в жировом теле.

Запасы углеводов в организме насекомых хотя и достигают больших размеров (§123), но стабилизируются, очевидно, лишь на краткое время и в виде гликогена, который обычно быстро превращается обратно в моносахариды, а последние сложными путями (§ 118) могут переходить в жиры; последние же, окисляясь окончательно до воды и углекислоты, идут на освобождение энергии. Зерна, глыбки и кристаллоиды гликогена описаны в огромном числе случаев (§ 129) в разных тканях.

Менее известно своеобразное отложение глюкозы внутри хитинового покрова после выделения ее гиподермальными клетками и протоплазмой мышечных волокон; отлагается она под самым поверхностным слоем кутикулы, и ее отложения неизменно приурочены лишь к местам прикрепления мышечных сухожилий; этих отложений глюкозы нет в кутикуле при окуклинии; нельзя ее обнаружить и в сброшенных личиночных шкурках, что, вероятно, указывает, что она потребляется именно в эти моменты развития; грибки на поверхности покровов также вероятно потребляют ее (Mirande).

§ 128. Первичная локализация резервов. — Бесспорно, первичным местом синтезов и локализации резервов является среднекишечный эпителий как область всасывания питательных веществ и перехода их из кишечника в гемолимфу; эта стабилизация кратковременна, ибо только что отложившиеся в эпителии вещества быстро снова мобилизуются и поступают в ток гемолимфы. С другой стороны несомненно, что часть проникших или всосавшихся через кишечник веществ попадает в гемолимфу в не вполне распавшемся виде; тогда дополняют это распадением гемоцитов, и при энергичном пищеварении наступает энергичный гиперлейкоцитоз гемолимфы. И в клетках среднекишечного эпителия резервы отмечены прежде всего в виде жиров, ресинтезированных из освободившихся при пищеварении кислот (Biedermann, Frenzel); у личинки *Calliphora* особой способностью образования жира из белка обладает третий, каудальный отдел средней кишки (Weinland); у таракана жиры в среднекишечном эпителии обнаруживаются после обильного кормления его сахаром и при голодании исчезают через две или три недели, даже через восемь дней (Schlueter). Белки в виде кристаллоидов, зерен и комочков в ядре и плазме клеток среднекишечного эпителия также принимаются за резервные (Biedermann, Rengel, Frenzel, Gehuchten, Léger и Dubosq, Mingazzini, Petersen) потому, что кристаллизованный белок вообще является резервным, что он отлагается именно в поглощающих клетках и что запасы его стоят в полной зависимости от энергии питания или степени голодания (Biedermann).¹ Остается

¹ Шарики жира появляются у таракана после его кормления сахаром (Steudel); у личинок *Lucilia* — после кормления их мясом (Hobson); белковые кристаллоиды

неясным тогда вопрос, куда этот белковый резерв перемещается при линьках эпителия; вероятнее всего, что происходит новое его растворение и поглощение новыми клетками, в которых он опять и фиксируется; при окуклинии же весь личиночный кишечник заменяется имагинальным и, возможно, служит для этого последнего питательным материалом (Biedermann). Подобные соображения высказаны и по отношению к судьбе кристаллов дериватов хлорофилла в личиночном кишечнике крапивницы: они якобы служат питательным материалом для куколки и имаго, не получающим в своей пище азота; часть же этих дериватов выбрасывается в составе мекония (Linden).

§ 129. Вторичная локализация резервов. — Вторичная локализация вновь отложенных и уже более долговременно стабилизированных веществ, преимущественно жиров, происходит главным образом в жировом теле, где жиры вместе с белками и углеводами составляют часть клеточного содержимого; жировые резервные вещества отлагаются в нем преимущественно, что и подало повод к самому названию этого органа. Едва ли можно думать, что это вторичное отложение питательных веществ совершается путем непосредственного переноса гранул белка и гликогена или капель жира в жировое тело: клеточные включения в нем получаются, несомненно, в результате новой мобилизации и растворения в гемолимфе отложений в среднекишечном эпителии и переноса и переустройства их этой последней. Жиры в клетках жирового тела находятся в состоянии тонкой эмульсии с белковыми веществами; холестерол и его эстеры являются стабилизаторами эмульсии и сами способны эмульгировать жиры; свободные капли жира во внутреннем слое жирового тела крупны, прозрачны и бесцветны, а в периферическом мелки и желтого цвета (Wielowiejski).

Вообще в жировом теле сконцентрированы важнейшие функции обмена насекомых как ана-, так и катаболические; прежде всего — это место нахождения наиболее подвижных резервов и, вероятно, их метаморфоза из одних в другие, а также минерального обмена, на который указывают хотя бы его кальциосфериты (Henneguay); затем в нем происходит диссимиляционная и экскреционная деятельность; клетки его растут вместе с ростом насекомого: они измеряются, в микронах, например у новорожденной личинки *Calliphora* в 30—35, у зрелой личинки в 350 и у имаго в 100 (Berlese). Жировое тело наиболее развито у личинок насекомых с полным превращением; у личинки пчелы оно составляет 65% общего веса тела (Bishop).

Жировое тело вместе с энцитами, перикардальными клетками и свободными гемоцитами полостной жидкости в свое время не без основания объединялось под названием «гемостеатической» (Graber) или «кровенворной» ткани (Wielowiejski). Оно довольно явственно делится на два слоя: внутренний или проксимальный, прилегающий к кишечнику, и наружный или дистальный, прилегающий к наружной стенке тела (Wielowiejski,

наблюдены в ядрах клеток личинок усачей (Mingazzini) и *Tenebrio* (Frenzel, Biedermann). Между прочим зерна в среднекишечном эпителии у пчелы и других насекомых часто оказываются состоящими из извести (Koehler).

Berlese, Miall, Hammond); деление это подтверждается и эмбриологически (Heymons); проксимальный отдел богат резервами, дистальный — уратами (Berlese); у взрослых мух описывается еще «имагинальный» слой, тотчас под гиподермой (Berlese). К этим отделам можно еще прибавить отдел «перикардиальный», лежащий по обеим сторонам спинного сосуда; у *Collembola* отличается еще совершенно периферический, «субэпидермальный» слой (Филиппенко). Ткань жирового тела нередко распределена с явной правильностью; так, у личинок *Chironomus* на периферии ткань его рыхла и образует крупные петли и доли, расположенные к тому же сегментально; внутри же от этой периферической части и по сторонам кишечника расположены продольные тяжи из более плотной ткани (Wielowiejski).

Гистологически жировое тело содержит в себе: во-первых, «жировые» клетки — липароциты или трофоциты, или адипоциты (Berlese) в виде крупных прозрачных клеток с жировыми каплями в плазме; во-вторых, «мочевые» клетки, темные, с аморфными, округлыми, иногда слоистыми конкрециями в плазме; в-третьих, энциты в виде крупных клеток эктодермального происхождения, винножелтого цвета, сильно красящиеся и также несущие включения; в-четвертых, клетки с включенными в них бактериями и бактериоидами. Вокруг липароцитов наблюдаются иногда, например, у *Pupipara*, скопления гемоцитов (Massonat). Впрочем все указанные различия нельзя провести всегда уверенно и точно: часто, например, при старении насекомого границы клеток исчезают, и все жировое тело вследствие этого превращается в синцитий, в составе которого все же остаются более ясно видимыми клетки мочевые; впрочем и в «жировых» клетках жирового тела многих двукрылых, жуков и бабочек также, несомненно, присутствие мочевых конкрементов (Berlese); указывается также, что якобы каждая клетка жирового тела является в разные периоды своей жизни то жировой, то мочевой (Суслов), равно как и отрицается синцитиальное состояние жировой ткани как признак старческой дегенерации (Кожевников).¹ Трофоциты происходят из клеток первоначально

¹ У новорожденных особей клетки жирового тела округлые, с гомогенной хромфильной цитоплазмой, без вакуол и включений (Kreuscher, Poisson, Поярков, Schnelle); при питании они увеличиваются и вакуолизируются, при линьках размножаются митозами, разрастаются и теряют границы, но не образуют истинных синцитиев: например, у *Dytiscus* при голодании клеточные зерна исчезают, и клетки принимают эмбриональный характер (Kreuscher); также и у личинки пчелы по достижении зрелости клеточные границы в жировом теле восстанавливаются (Schnelle). Клетки жирового тела, повидимому, близки к гемоцитам и у очень молодых насекомых едва отличимы от них (Лазаренко); явные гемоциты, фагоцитирующие летательные мышцы у самок муравьев, превращаются затем в беспорные жировые клетки; имагинальное жировое тело у мух возникает из «мезодермальных лейкоцитов» тем же путем (Janet); у *Harmonia* гемоциты, мигрировавшие в надкрылья, вакуолизируются там, слипаются и образуют участки жирового тела (Kremer); у водных клопов жировое тело всю жизнь нарастает путем включения в него свободно «подвижных адипоцитов», то есть, гемоцитов, нагруженных жиром (Poisson); у *Aleurodes* все клетки жирового тела свободно плавают в полостной жидкости и поэтому от гемоцитов не отличимы (Weber); у гусениц (Hufnagel) и личинок жуков (Mugau и Tiegs, Поярков) клетки жирового тела якобы способны фагоцитировать и переваривать остатки гистолитизованных тканей; но наверное большинство оформленных вешств, появляющихся в жировом теле за время метаморфоза, получается из гемолимфы в виде растворов (Pérez).

свободных и подвижных, подобных амебоцитам гемолимфы, и при процессах питания обнаруживают якобы значительные аналогии с клетками печеночными (Marchal). За время личиночной стадии в них заключены якобы все запасы пластических и энергетических веществ, которые после переработки идут затем на построение тканей во время кукольного метаморфоза (Leydig, Koelliker, Lang); при этом жировое тело играет роль как бы «постэмбрионального желтка» (Kuenckel d'Herculais) и расходуется при развитии. К концу личиночной жизни цитоплазма обычно наполнена каплями жира, сферическими включениями белка и гликогеном в зернах или в диффузном состоянии; в жировом теле тутового шелкопряда гликогена накапливается от 2 до 17% (Yokoyama); у зрелой личинки пчелы он дает более 33% сухого веса (Snodgrass); подобные накопления отмечены также и у молодых фаз насекомых с неполным превращением (Poisson). Все эти резервы частью потребляются при линьках (Поярков), но главным образом в кукольной стадии (Berlese). Впрочем у насекомых с долгой имагинальной жизнью оно остается еще довольно сильно развитым и продолжает быть очагом энергичных усвоения и распада; обратно, у недолговечных имагинальных фаз, например тутового шелкопряда, жировое тело очень редуцировано, хотя и включает питательные запасы во всех трех формах — белков, гликогена и жиров, причем у самцов гораздо богаче содержанием жиров, а у самок гликогена; все эти запасы после спариваний и особенно кладки яиц быстро исчезают у обоих полов (Vanev и Maignon). При недостатке пищи или голодании в жировых клетках заметны резкие изменения, подобные наблюдающимся при метаморфозе: и в том и в другом случае белковые включения растворяются первыми, и после их исчезновения клетки еще довольно долго продолжают содержать значительное количество жиров (Kollmann). При возобновлении питания заполняются снова, например у *Tenebrio* (Kollmann) и *Dytiscus* (Kreuscher).

В несомненной физиологической связи с жировым телом стоят эноты, обнаруживающие впрочем значительную морфологическую и цитологическую обособленность среди других клеток его ткани; их эктодермальное происхождение, равно как и строение, позволяют сравнивать их с одноклеточными железами и приписать им функции эндокринных желез внутренней секреции (Anglas, Janet), выделения которых осмотически передаются адипоцитами жирового тела (Janet). С другой стороны, на эноты смотрят как на выделительные клетки (Jordan) — органы «пластической» экскреции, очищающие плазму гемолимфы от продуктов отброса и помогающие в этой роли мальпигиевым сосудам (Berlese); приписывавшаяся им «кровотворная» функция отрицается, так как ни разу не было наблюденно, чтобы они давали начало клеткам гемолимфы (Wheeler); взгляд же на эноты как на клетки экскреторного значения подкрепляется, между прочим, тем наблюдением, что с возрастом насекомого, по крайней мере у личинок пчелы, в них накапливаются желтые зерна скорее всего уратов (Кожевников); у тех же личинок эноты принимаются и за секреторные клетки, выделяющие в гемолимфу «способствующие обмену» продукты (Schnelle).

Следует упомянуть про поглотительную способность жирового тела пчелы по отношению к железу после прибавки его к пище в виде хлористого соединения (Кожевников) и указать, что точное цитологическое описание жирового тела дает, повидимому, право заключить о его значительной специфичности в пределах отдельных отрядов насекомых (Buys).

В свое время жировое тело считалось за одно «дольчатое легкое» (Graber); благодаря его обильному снабжению трахеями и интимной связи последних с его клетками, дыхательная функция приписывалась ему и позднее (Landois); и лишь затем установился взгляд на него как на главное место накопления резервов, промежуточного обмена, диссимилиации и экскреции; как уже указано (§ 69) оно описывалось и как место генерации кровяных клеток (Schaeffer); в общем жировое тело по сложности своих функций сравнимо с печенью позвоночных (Weinland): в нем выдерживаются в виде запасов питательный или энергетический материал, который затем используется сообразно запросам организма (Schaeffer).¹

Более чем вероятно, что все клетки тела получают питание через гемолимфу и жировое тело, хотя нельзя указать с уверенностью, где именно протекают промежуточные стадии метаболизма, например уплотнение аминокислот в белки, превращение углеводов в жиры. Так, у личинки пчелы жировое тело составляет 65% ее живого веса, и обмен веществ за время ее развития идет почти нацело на его увеличение, так что прирост всего тела равен приросту массы жирового тела: все питательные вещества отлагаются в совершенно инактивной личинке и все ее органы бездействуют; развитие этих последних начинается после прекращения питания, причем клетки жирового тела сливаются в синцитии и представляют материал для построения тканей; при этом образуются кислоты и повышается буферность гемолимфы; при плетении кокона личинка представляет картину мышечной деятельности в голодающем организме; при окуклинии происходит сильное падение жира и гликогена (Straus), но без уменьшения общего веса сухого вещества вследствие образования в гемолимфе большого количества экскретов (Bishop). У голодающих черных тараканов жировое тело проходит три стадии: гликоген исчезает уже в первые дни голодания; жир исчезает медленнее, у молодых особей окончательно лишь через полтора месяца; после исчезновения жира и гликогена жировое тело переполняется мочекислыми конкрециями, возникающими из распада белков (Филиппенко). Жировое тело у комаров *Culex* однообразно и состоит только из липароцитов; при накоплении резервов из жиров и белков в его клетках играют большую роль митохондрии; резервы, скопленные личинкой, переходят в имаго и идут на рост яиц без обязательного приема самкой

¹ У первой личиночной фазы *Gastrophilus*, в то время когда клетки передней части жирового тела разрастаются и наполняются жировыми включениями, клетки задней его части образуют своеобразный «красный орган», клетки которого обильно снабжены трахеями и внутриклеточными трахеолами, а цитоплазма содержит красный пигмент, повидимому идентичный с гемоглобином позвоночных (Dinulescu, Prenant, Radu; § 73); эти клетки иногда называют «трахейными» и считают, хотя без экспериментальных доказательств, что их гемоглобин служит для внутриклеточного окисления (Kemnitz). Несколько сходны с ними также очень крупные, до 120 микронов, «трахейные» клетки, обильно снабженные трахеолами и содержащие гемоглобин у клопов *Buenoa* (Hungerford) и *Anisops* (Poisson); полагают, что их гемоглобин возник как «случайный» продукт обмена веществ и не имеет функционального значения (Poisson).

крови (Boissezon). При искусственном кормлении комара *Aedes aegypti* кровь, попадая в дивертикулы, иногда активизирует жировое тело; у *Culex pipiens* такое кормление активизирует его лишь тогда, когда оно до того не было развито (Malcolm). Разрастание жирового тела у *Anopheles* перед зимовкой описано под термином «ожирения» или плеторизма (Roubaud, Пospelов); у этого насекомого оно сравнивается с так называемой «хлорогенной» тканью малощетинковых червей и других беспозвоночных, имеющей очень обширные функции обмена (Liebmann).

Белковые включения в трофоцитах, часто расположенные рядом и вместе с жировыми (Landois, Ларченко), характерны для личинок насекомых с полным превращением и принимают активное участие в обмене при их метаморфозе (Berlese); поэтому зерна в жировых клетках иногда дают реакции и на жиры и на белки; это жи-ро-бе-л-ко-вы-е включения (Zakolska, Ларченко). В центральных участках жирового тела *Tenebrio* около кишечника зерна содержат жиры, жирные кислоты, белки и гликоген, в субгиподермальных долях их нет; у молодых личинок прежде всего появляются нейтральные жиры, а жирные кислоты и белки едва доказуемы; с ростом личинки постепенно увеличивается содержание жира и появляются жи-ро-бе-л-ко-вые зерна; наибольшее накопление жира происходит в куколке, а жирные кислоты и белки достигают максимума количества незадолго перед окукливанием; жи-ро-бе-л-ко-вые зерна идут, вероятно, на построение имажинальных органов и тканей; содержание жира не обнаруживает зависимости от линек (Zakolska). Судя по отношению белковых зернистостей в жировых клетках пчелы к краскам, заключают о следующих их функциях: на них лежит выделение лишнего ядерного вещества, переваривание белков под влиянием зерен, происходящих из ядер, и преобразование жиров (Bishop).

[Вопросы общей, интегративной регуляции процессов обмена, в частности процессов ассимиляции и усвоения, регуляции как нервной, так и гуморальной, вынесены в главу о регуляциях. Изменения в процессах ассимиляции и их ход при онтогенетическом развитии рассмотрены в главе о развитии. Обе эти главы в настоящий том не входят].

§ 130. Литература по усвоению. — А к с и н и н, Я. О выдел. газообраз. амниака личинками домашней мухи. ЗашПастВред, VI, 1929: 379—382. А л е к с а н д р о в, В. Ueb. die Bedeut. der oxydo-redukt. Bedingungen für die vitale Färbung. etc. Protoplasma, XVII, 1932: 161—217. А л п а т о в, В. Growth and variation of the larvae of *Drosophila*, etc. JournExpZool, LII, 1929: 407—437. Growth of larvae in wild *Drosophila*, etc. Ibid, LVI, 1930: 63—71. Выживаемость новорожд. червей без корма при различ. температуре. СоцШелк, 1931: 77. А л п а т о в, В. и P e a r l, R. Exp. stud. on the duration of life. AmerNat, LXIII, 1929: 37—67. А р с е н ь е в, А. 1945 см. § 57. А р с е н ь е в, А. и Б р о м л е й, К. Тканевые протеазы *Bombyx mori* L. УчЗапМоск-ПедИнст, II, 1936.

Б а х м е т ь е в, П. 1901, 1907 см. § 2. Б о г д а н о в, Е. 1896—1928 см. § 57. Б о г а я в л е н с к и й, К. Die Morphol. des Kohlenhydratumsatzes bei der Seidenraupe. ZeitZellfMikrAnat, XXII, 1935: 207—212. Б р о м л е й, Н. 1945 см. § 57. Б ы ч к о в, С. и З б а р с к и й, И. Изменения в содержании некот. продуктов углеводов. и белк. обмена на различ. стадиях развития рабочей пчелы. БюллЭкспБиол-Мед, III, 1937: 15—18.

Вернадский, В. Хим. состав живого вещества. Ленинград, 1922. Биосфера. Ленинград, 1926. Изотопы и живое вещество. ДоклАкадНаук, 1926: 215—218. Consid. génér. sur l'ét. de la composition chim. de la matière vivante. ТрБиогеохимЛабАкадНаук, I, 1929: 5—32. Винберг, Г. и Щербакова, А. Интенс. обмена и продолж. жизни трех видов *Drosophila*. ЗоолЖур, XVI, 1937: 311—323. Виноградов, А. 1929, 1930, 1933, 1937 см. § 8. Виноградов, А. и Неуструева, М. 1930 см. § 8. Винокуров, С. 1922 см. § 57.

Гальцова, Р. Окисл.-восстанов. режим. в гемолимфе и тканях тутов. шелкопряда, etc. УчЗапМоскПедИнст, XXI, 4, 1940: 17—49. Окисл.-восстан. режим в тканях дубов. шелкопряда, etc. Ibid, XXXIV, 5, 1945: 85—99. Гончаров, Г. 1928 см. § 57.

Дампф, А. Die Assimilationstätigkeit der Schmetterlingspuppen, etc. EntMitt, II, 1913: 232—240. Демина, Н. и Никольский, В. Разв. личинок *Anopheles macul.* в водоемах разл. хим. состава. Тр3СъездЗоолАнатГист, III, 1928: 368—369. Выбор водоема самками *Anopheles*, etc. Ibid: 369. Демяновская, Н. Об изменении гистидина в организме *Bombyx mori* L. УчЗапФакЕстМоскПедИнст, III, 1939: 41—54. Демяновский, С. 1935 см. § 15; 1940 см. §§ 15 и 57. К вопросу роли триптофана в живот. организме. ЖурЭкспБиолМед, VIII, 1927: 526—531. Опыт кормления шелк. червей некот. аминокислотами. Тр3ВсесоюзСъездФизиол, 1928: 34—35; ЦентрМоскШелкСт, IV, 1930: 99—142. Zur Frage nach der Rolle des Tryptophans im tier. Organismus. BiochZeit, CXIII, 1928: 245—250. Триптофан в организме *Bombyx mori* L. УчЗапМоскПедИнст, III, 1939: 89—112. Демяновский, С., Гальцова, Р. и Рождественская, В. 1931, 1932. см. § 94. Демяновский, С. и Платова, А. Влияние аминокислот на разв. гусениц тут. шелкопряда, etc. Моск-ЦентрШелкСт, II, 1927: 81—93. Демяновский, С., Прокофьева, Е. и Филиппова, Л. 1933 см. § 15. Доман, Н. 1945 см. § 57.

Ежиков, И. О влиянии голодания на метаморфоз мясных мух. РуссЗоолЖур, II, 1917: 110—121.

Зелинский, Н. 1922 см. § 8. Зибер, Н. и Метальников, С. 1904 см. § 57.

Казанцев, В. Предвар. опыты кормления шелков. червей листьями с примесью аминокислот, etc. ИзвКавкШелкСтан, 1912: 1—7. Караваев В. Ueb. Anat. und Metamorph. des Darmkanals der Larve von *Anobium*. etc. BiolZentr, IX, 1899: 122—130, 161—171, 196—202. Каширских, В. Некот. данные о хим. составе куколок тут. шелкопряда, ДоклАкадНаук, XXX, 1941: 338—341. Керкис, И. The growth of the gonads in *Drosophila*, etc. Genetics, XVI, 1931: 212, 224. Кожанчиков, И. Гигрорегулят. реакция куколок озимой совки и мельн. огневки как реакция на влияние влажности среды. ДоклАкадНаук, III, 1934: 548—552. Эксп. исслед. влияния влажности на развитие стебл. кукуруз. мотылька. ИтогВсесоюзИнстЗашРаст, 1936: 361—363. Рост и физиол. состояние организма насекомых в связи с влиянием экол. факторов. ЗоолЖур, XVI, 1937: 88—106. Carbohydrate and fat metabolism in adult *Lepidoptera*. BullEntRes, XXIX, 1938: 103—114. Кожевников, Г. Ueb. den Fettkörper und die Oenocyten der Honigbiene, etc. ZoolAnz, XXIII, 1900: 337—353. Матер. к ест. ист. пчелы. ИзвЛюбЕстАнтрЭтн, XCIX, 1900: 1—144. Коников, А. Температура и питание гусениц. СборнВсесоюзИнстРаст, VII, 1933. Кулагин, Н. Матер. по ест. истории параз. перепончатокрылых. ИзвОбщЛюбЕст, LXXXV, 1894. Влага и насекомые. СборнНасонова, 1937: 35—48. Кунашева, К. 1932 см. § 8.

Ладыженская, Л. Влияние темп. и влаж. на динамику окукливания и вылет бабочек кукуруз. мотылька. ЗашРаст, IV, 1935: 79—86. Ларченко, К. Влияние темп. и влажности на развитие жирового тела у луг. мотылька, etc. ИтогиНаучИссл-РабИнстЗашРаст, 1936. Цикл развития жирового тела луг. мотылька и озимой совки, etc. ЭнтоОбзор, XXVII, 1937: 29—75. Цикл развития жир. тела у филлоксеры. Итог-РабВсесИнстЗашРаст, 1941. Роль клеток крови и жир. тела в цикле разв. виногр. червца *Pseudococcus*, etc. ИзвАкадНаук, 1946: 203—210. Лебедев, А. Продолжит. голодания и развития *Calandra granaria* L. при разл. темпер. и средней влажности.

ТрЧетвВсероссЭнтФитСъезд, 1924: 54—60. Лебедев, А. и Савенков, А. 1932 см. § 57. Einige neue Ergeb. aus der Biol. und Physiol. des Kieferspinner *Dendrolimus*, etc. ZeitAngEnt, XVI, 1930: 159—177. Линдеман, И. 1923 см. § 57. Лозин, М. 1936, 1938 см. § 8. Луговой, А. Об использ. майск. жука в мыловар. промышленности. ЭнтОбзор, XXV, 1935: 305—307.

Максудов, И. К вопросу об адсорбции железа в кишечнике *Bombyx mori* L. СборРабБухарПедИнст, 1938: 43—45. Мануйлова, Н., Козьмина, Н. и Алпатов, В. Влияние плотности населения на рост гусениц шелк. червя и большой вошин. моли. СоцШелк, 1931: 39—44. Метальников, С. 1896, 1908 см. § 57. Мечников, И. La mort du papillon du mûrier. AnnInstPasteur, XXIX, 1915.

Могила, М. Возраст. изменения жир. тела рабочей пчелы, etc. БуллЭксп-БиолМед, III, 1937: 670—674. Мончадский, А. О роли контакт. влаж. после зимней диапаузы у гусениц кукурузного мотылька. ЗашРаст, 1935: 39—50.

Нагорный, А. К вопросу о связывании воды в жив. и мертв. организмах. ТрХарькОбщИспПрир, 1922: 35 стр. Ненюков, Д. и Тареева, А. Определение остаточ. азота у насекомых в связи с изменением режима, etc. ТрЗашРаст, III, 1931: 33—38.

Парфентьев, И. Афагия у насекомых. РуссЗоолЖур, IV, 1924: 234—261. Опыт с неполн. голоданием гусениц *Orgyia antiqua* L. ЗашРаст, I, 1925: 201—206. Пердельский, А. и Пастухова, А. Влияние пищев. доз на сроки метаморфоза и продолж. жизни мясной мухи. ТрЗВсероссСъездЗоол, 1928: 199—200. Der Einfl. der Nahrungsmengen auf die Dynamik einiger Erschein. im Leben der Schmeissfliege. BiolGen, VI, 1930: 327—352.

Платова, А. Влияние некот. орган. кислот на жизнеспособность личинок *Bombyx mori* L. УчЗапМоскПедИнст, II, 1936. Поспелов, В. Эозинофил. зернистость и кристаллоиды в жир. теле насекомых. ИзвМоскСелХозИнст, IV, 1898. Постэмб. развитие и имаг. диапауза у чешуекрылых. ЗапКиевОбщЕст, XXI, 1910: 163—418. Бесплодие у бабочек и попытки его объяснения. ИзвОтдПриклЭнтИнстОпытАгрон, II, 1922: 141—167. Физиол. теория перелета саранчи. ЗашРаст, II, 1926: 423—435. The infl. of temperature on the maturation and general health of *Locusta*, etc. BullEntRes, XVI, 1926: 363—367. Поярков, Э. 1926, 1927 см. § 57.

Резниченко, М. О хим. составе жира куколки тут. шелкопряда. СоцШелк, 1932: 32—33. Рождественская, В. 1939, 1945 см. § 57. О влиянии добав. кормления углеводами и белками на жизнеспособность шелк. червя. УчЗапМоскПедИнст, III, 1938. Молоч. кислота в организме *Bombyx mori* L. УчЗапМоскПедИнст, II, 1936. Ацетальдегид в тканях шелкопряда. Ролов, Э. О корм. значении листьев различ. сортов, etc. ИзвКавкШелкСт, III, 1913: 9. Рубинштейн, Д. Исслед. солев. питания плодов. мухи *Drosophila*. ТрЗВсесоюзСъездФизиол, 1928: 79—80. Рубцов, И. О количестве пищи, поедаемой саранчевыми. ЗашРаст, 1932: 31—40.

Савицкая, З. Динаміка кількості води та жиру в тілі комах взв'язку з їх холодостійкістю. ЗбірПрацВіддЕколНазТварАкадНаук, 1938: 145—160. Садиков, В. и Виноградов, А. Unters. üb. die Zusammensetzung des lebend. Substrats. BiochZeit, CL, 1924: 372—376. Светлов, П. О разл. выносливости к голоду и иным вред. факторам самцов и самок *Drosophila*, etc. ДоклАкад Наук, XLI, 1943: 354—356. Скобло, И. The effect of intermittent starvation upon the development, etc. BullEntRes, XXVI, 1935: 345—354. Влияние перемеж. голодания на разв. гус. луг. мотылька. ЗоолЖур, XIV, 1935: 159—170. Словцов, Б. 1904—1909 см. § 57. Смирнов, Е. и Желоховцев, А. Veränd. der Merkmale bei *Calliphora erythrocephala* unter dem Einfl. verkürzt. Ernährungsperiode, etc. ArchEntMech, CVIII, 1926: 579—595. Einw. der Nahrungsmenge auf die Merkmale von *Drosophila*, etc. ZoolAnz, LXX, 1927: 58—64. Ueb. dem Einfl. verkürzt. larv. Ernährungszeit auf die morphol. Charaktere vom *Drosophila*, etc. ZeitWissZool, CXXXV, 1929: 214—255. Смолин, А. Zur Kennt. des Stoffwechsels der Seidenspinner. BiochZeit, CCLX, 1933: 34—38. Стрельников, И. Вод. обмен и диапауза гус. луг. мотылька, ДоклАкадНаук,

I, 1936: 257—260, 267—271. Стрельников, И., Лозина-Лозинский, Л. и Конилов, А. Вод. обмен и холодоустойчивость луг. мотылька. ДоклВсесоюз-КонфЛугМот, 1933. Суслов, С. О фагоцитозе, выдел. органах и сердце некот. насекомых. ТрСПБОбщЕст, XXXV, 1906: 77—128.

Тарануха, М. Методы визначения корм. норм непар. шовкопряда, etc. Сбип-ПрацВидЕкол, IV, 1937: 43—110. Кормові норми непарн. шовкопряда, etc. Ibid, 1938: 75—102. Тихомиров, А. 1885 см. § 8. Трусов, В. Содержание триптофана и тирозина в организме *Bombyx mori* L. УчЗапМоскПедИнст, II, 1936.

Уваров, Б. 1928, 1929 см. § 57. Wetter und Klima in ihren Beziehungen zu den Insekten. ZeitAngEnt, XVII, 1930: 156—177.

Федотов, Д. Наблюд. над внутр. сост. имаго вредной черепашки, etc. Докл-АкадНаук XLII, 1944: 423—426. Функц. изменения имаго вредной черепашки *Eurygaster*, etc. ИзвАкадНаук 1946: 325—353. Филиппенко, Ю. 1906 см. § 57. О жир. теле черного таракана. РуссЭнтОбзор, VII, 1907: 181—189. О происх. жир. тела и нефроцитов у *Arthropoda*. ТрСПБОбщЕст, XXXVII, 1907. Beitr. zur Kennt. der Apterygoten, etc. ZeitWissZool, LXXXVIII, 1907: 99—117. Ueb. die Kopfdrusen der *Thysanurea*. Ibid, XCI, 1908: 93.

Шмидт, П. Анабиоз. Ленинград, 1923; 1935: 1—182.

Шелкановцев, Я. Колич. листа, потребн. при выкормке шелк. червей скор-цонером. ИзвКомШелкОбщСелХоз, I, 1899: 9—12. Щербаков, А. Продолжит. жизни и обмен вещ. у *Drosophila* при разн. температурах. БиолЖур, II, 1933: 82—88. Продолжит. жизни и интенс. обмена у *Drosophila* при раз. плотностях населения. Арх-БиолНаук, XXXVIII, 1935: 651—655. Интенс. обмена и продолж. жизни у *Drosophila*. Ibid: 639—650; XLV, 1937: 73—86. Lebensdauer und Stoffwechsel bei *Drosophila*, etc. BiolGen, XII, 1937: 299—307. Возраст. изменения интенс. дыхания *Drosophila*, etc. БиолЖур, 1937. Щербиновский, Н. К. вопро. о влиянии личин. голодовки на полов. продуктивность имаго. ЗащРаст, I, 1924: 124—126.

Эльгорт, М. К. вопро. об утилизации куколки шелкопряда, СпАзШелк, 1928: 277.

Abderhalden, E. Stud. üb. die von einzel. Organen hervorgebrachten Substanzen mit spezif. Wirkung. ArchGesPhysiol, CLXII, 1915. Weitere Stud., etc. Ibid, CLXXVI, 1919: 236—262. Beitr. zur Kennt. der synthet. Leistungen des tier. Organismus. ZeitPhysiolChem, CXLII, 1925: 189—190. Abderhalden, E. und Weichardt, W. Die monoaminosäuren des Körpers des Seidenspinners. Ibid, LIX, 1909: 174—176. Ackermann, D. 1920—1922 см. § 57. Ackerman, L. Physiol. basis of wing production in the grain Aphid. JourExpZool, XLIV, 1926: 1—61. Acqua, C. 1920—1922 см. § 57. Aka, A. Stud. on nucleic acid in metabolism, etc. JourMedAssChose Kejo, XX, 1930: 1—15; XXI, 1931: 761—769. Rech. biochim. sur le développement de l'oeuf des vers-à-soie, etc. Ibid, XXIII, 1932: 250—261. Ét. sur le phénom. de croissance, etc. Ibid: 360—374. Allen, T. and Bodine, J. Prottyrosinase, etc. ProcExpBiolMed, IL, 1942: 666—669. Allen, T., Boyd, G. and Bodine, J. Enzymes in ontogenesis. JourBiolChem, CXLIII, 1942: 785—793. Altson, A. The effects of absence of humidity on the eggs of *Dysdercus*, etc. EntMonthMag, LXIX, 1933: 83—95. Anderlini, J. Il glicogeno negli animali inferiori. AttiIstVeneto, (6), V, 1887: 1291—1294. Andersen, K. Der Einfl. der Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf die Dauer der Eizeit. ZeitMorphOekol, XVII, 1930: 649—676. Arnhart, L. Die Entstehung des Honigtaues. ArchBienenk, VII, 1927: 245—256. Oesterreich. Lärchenhonigtau, etc. ZeitAngEnt, XII, 1927: 457—472. Anschuetz und Rimbach. (Kritik der Arbeiten von Linden). ArchGesPhysiol, 1906, suppl. 230. Armbruster, L. 1931. см. § 57. Aronsson, F. 1911 см. § 8. Ashbel, R. Produz. di ammoniaca nelle uova di bachi da seta, etc. PubblStazZoolNapoli, XI, 1931: 204—217. Aubel, E. et Lévy, R. Le potentiel d'oxydo-reduction dans les chenilles de *Galleria*, etc. CRSocBio!, CI, 1929: 756—757. Le potentiel d'oxydo-reduction dans les larves de mouche *Phormia*, etc. Ibid: 1019—1020. Le potentiel limite d'oxydo-réduction dans les chenilles de *Galleria*, etc. Ibid, CIV, 1930: 862—864. Aubertot, M. Les larves de *Rhabditis helio* Schen. et l'anhydrobiose. CRCongrSocSav, 1927: 317—321.

- Babcock, S Metabolic water, etc UnivWisconsinAgrExpStaRes, XXII, 1912 87—181 Balli, A Ric sul digiuno nella larva del Bombyx, etc BollStazSperGelsi-Bachicolt, XVI, 1937 33—42, 65—78 Osserv biol sulla inanizione nel Bombyx, etc. RivBiol, XXV, 1938 235—256 Infl dell'inan sul peso del serbatoio delle ghiandole serigene in Bombyx, etc AttiAccadLincei, (6), XXIX, 1939 619—625 Uiter ric sul digiuno nella larva del Bombyx, etc ArchZoolItal, XXVIII, 1940 199—229 Barnes, T The physiol effect of trihydrol in water ProcNatAcadSci, XVIII, 1932 136—137 Barrows, W (Inanition) JourExpZool, IV, 1907 515 Barruel, E D'une matiere grasse trouvee dans les pucerons, etc JourChimMed, VII, 1831 486—490 Bataillon, E et Couvreur, E La fonction glycogenique chez le ver-a-soie, etc CRSoc-Biol, XLIV, 1892 669—671 Beclard, J Infl de la lumiere sur les animaux CRAcad-SciParis, XLVI, 1858 441—453 Belehradsk, J et Mladek, J Richesse en eau du bioplasme et la grandeur du coefficient thermique des oxydations Protopl, XXI, 1934 335—339 Berzeller, L und Wastl, H 1927 cm § 57 Berger, B Ueb die Widerstandsfahigkeit der Tenebriolarven gegen Austrocknung ArchGesPhysiol, CXVIII, 1907 607—612 Bergmann, W (Fats and sterols in Bombyx) JourBiol-Chem, CVII, 1934 527—552, CXIV, 1936 27—38, CXVII 1937 175—178 Berlese, A Fenom che accompagnono la fecondazione di taluni insetti RivPatolVeg, VI, 1898 352—368, VII, 1898, 1—18 Osserv su fenomeni che avvengono durante la ninfosi, etc Ibid, VIII, 1901 1—155, X, 1902 1—120 Consid sulla fagocitosi, etc ZoolAnz, XXIII, 1900 441—449 Vorgange, welche wahrend der Nymphosis der metabol Insekten vorkommen Ibid, XXIV, 1901 515—521 Bernard, C 1879 cm § 2 De la matiere glycogene chez les animaux depourvus de foie CRSocBiol, (3), I, 1859 53 Berthelot, P 1858 cm § 57 Bertholf, L 1927 cm § 57 Bertolini, F Ric biol ed istol sulla Pieris, etc Redita, XVI, 1928 29—39 Bertrand, G et Agulhon, H 1913 cm § 8 Bertrand, G et Machboeuf, M 1925 cm § 8 Bertrand, G et Medigreceanu, F 1912 cm § 8 Beutler, R (Proteine der Bienenarbeiterinnen) SitzBerGesMorphPhysiolMunchen, 1934 Biedermann, W 1912 cm § 57 Birge, E and Juday, C 1922, 1926 cm § 8 Biscoe, W Liquid discharge from Cicada, etc JourBombayNatHistSoc, X, 1896 535—536 Bishop, G Cell metabolism in the insect fat body JourMorph, XXXVI, 1922 567—601, XXXVII, 1923 533—553 Bito, S 1933 cm § 57 Blanchard, L et Dinulescu, G Le metabolisme glucidique chez la larve de Gastrophile CRSocBiol, CX, 1932 340—342 Le metabolisme glucidique chez les larves de Gastrophiles au cours d'inanition, etc Ibid 343—344 Blasius, W Ueb die Gesetzmassigkeit in der Gewichtsabnahme, etc ZeitWissZool, XVI, 1866 135—177 Blumenthal, B A micro blood sugar method, etc Science, LXV, 1927 617—619 Bobinger, E Wasserverbrauch der Bienen, etc MunchBienZeit, XXXIII, 1911 201 Bodenheimer, F 1929 cm § 2 Ueb das Tamariskenmanna ErgSinaiExp, 1929 104 Ueb Regelmassigkeiten in dem Wachstum von Insekten Deut-EntZeit, 1927 33—57 ArchEntwMech, CXXVI, 1932 554—574 Ueb die Temperaturabhängigkeiten von Insekten ZeitVerglPhysiol, XIII, 1931 740—747 Ueb Luftfeuchtigkeit der Umgebung, Gewichtsverlust und Lebensdauer ZoolAnz, XCVIII, 1932 313—317 Bodenheimer, F und Schmidt, C The Robinson method for determination of bound and free water in the insect body JourEconEnt, XXIV, 1931 1090—1093 Bodine, J 1925 cm § 57 Factors influencing the water content and the rate of metabolism of certain Orthoptera JourExpZool, XXII, 1921 137—164 Some factors influencing the catalase content of organisms Ibid, XXXIV, 1921 143—148 Hibernation in Orthoptera, etc Ibid, XXXVII, 1923 457—476 Insect metabolism The anaerobic metabolism etc BiolBull, LV, 1928 395—403 Bodine, J and Carlson, L Enzymes in ontogenesis JourGenPhysiol, XXIV, 1941 423—432 Boerner, C Ueb den Einfl der Nahrung auf die Entwicklungsdauer, etc ZeitAngEnt, XIII, 1927 108—128 Boisseson, P 1930 cm § 57 Les reserves dans le corps gras de Culex pipiens L et leur rôle dans la maturation des oeufs CRSocBiol, CIII, 1930 1232—1233 Le rôle du corps gras comme rein d'accumulation, etc Ibid, 1233—1235 Localisation du glycogene et du fer chez Culex, et Ibid CXI, 1932 866—867 Bordage, E Sur les differences d'aspect

du tissu adipeux produit par histolyse, etc. CR Acad Paris, CLXI, 1915: 248—252. Phénom. de transform. des tissus larvaires en tissus à réserves observés pendant les métamorphoses, etc. Ibid, CLXV, 1917: 477—479. Phén. de transform. des tissus larvaires chez les insectes métaboles. Bull Soc Ent France, 1917: 270—272. Bottazzi, F. 1905—1906 cm. § 57. Bousaingault, J. Sur une matière sucrée apparue sur les feuilles, etc. CR Acad Sci Paris, LXXIV, 1872: 87—90. Brandes, G. Die Blattläuse und der Honigtau. Zeit Naturw, LXVI, 1893: 98—103. Brasser, K. Heuschreckenöl für Flugzeuge. Anz Schädli Kunde, II, 1926: 90. Braun, R. Die Honigtaufrage, etc. Zeit Ang Ent, XXIV, 1938: 461—510. Breitenbrecher, J. The water content and activity of animal organism. Yearb Carnegie Inst, XI 1912: 71—72 The relation of water to the behaviour of the potato beetle etc. Carnegie Inst Publ, CCLXIII, 1918: 341—384. Briones, N. 1896 cm. § 8. Brittain, W. Some factors influencing the occurrence of alate forms in certain Aphididae. Proc Acadian Ent Soc, VII, 1922: 7—29. Brown, A. 1928, 1930, 1932, 1937 cm. § 57. The nitrogen metabolism of an insect, *Lucilia*, etc. Bioch Jour, XXXII, 1938: 895—912. Bruecke, E. Ueb. die angebl. Mästung von Schmetterlingspuppen mit Kohlensäure. Arch Anat Physiol, 1908: 431—444. Der Gaswechsel der Schmetterlingspuppen. Ibid, 1909: 204—218. Buchmann, W. 1928—1930 cm. § 57. Buesgen, M. Der Honigtau. Jena Zeit Naturw, XXV, 1891: 339—428; Biol Zentr, XI, 1901: 193—200. Bunge, G. 1874 cm. § 8. Burgeff, H. Beitr. zur Biol. zur Gattung *Zygaena*. Zeit Wiss Ins Biol, VI, 1910: 144—147. Bushnell, R. The relat. of nutrit. levels to the growth of populations of *Tribolium*, etc. Ann Ent Soc Amer, XXXI, 1938: 345—351. Busnel, R. Ét. biochim. des lipides et des substances reductrices chez le *Leptinotarsa*, etc. CR Acad Sci Paris, CCV, 1937: 1177—1179. Infl. du régime alim. sur la biochimie et la biologie de *Leptinotarsa*, etc. Ibid, CCVI, 1938: 694—696. Sur la teneur en eau et l'évolution pondérale du *Leptinotarsa*, etc. CR Soc Biol, CXXVII, 1938: 761—764. Busnel, R. et Drilhon, A. Ét. biochim. du *Leptinotarsa*, etc. Ibid, CXXIV, 1937: 916—917. Ét. biol. et biochim. du *Leptinotarsa*, etc. Ann Sci Nat, XX 1937: 229—244. Buxton, P. Animal life in deserts. London, 1923: 1—176. Physical factors controlling harvesting in an ant. Trans Ent Soc London, 1924: 538—543. Heat, moisture and animal life in deserts. Proc Roy Soc London, B, XCVI, 1924: 123—131. Evaporation from the meal worm, *Tenebrio*, and atmospheric humidity. Ibid, CVI, 1930: 560—577. The measurement and control of atmospher. humidity in relation to entom. problems. Bull Ent Res, XXII, 1931: 431—447. The law governing the loss of water from an insect. Proc Ent Soc London, VI, 1931: 27—31. The thermal death-point of *Rhodnius* under controlled conditions of humidity. Jour Exp Biol, 1931: 275. Terrestrial insects and the humidity, etc. Biol Rev, VII, 1932: 275—320. The relation of adult *Rhodnius prolixus* to atmospher. humidity. Parasit, XXIV, 1932: 429—439. The effect of climatic conditions upon the populations of insects. Trans Roy Soc Trop Med Hyg, XXVI, 1933: 325—364. Changes in the composition of adult *Culex pipiens* during hibernation. Parasit, XXVII, 1935: 263—265. Buxton, P. and Mellanby, K. The measurement and control of humidity. Bull Ent Res, XXV, 1934: 171—175. Buys, K. Adipose tissue in insects. Jour Morph, XXXVIII, 1924: 485—528. Buytendijk, F. Ueb. den Gaswechsel der Schmetterlingspuppen. Biol Zentr, XXXI, 1911: 643—645.

Caldwell, G. A reconnaiss. of the relat. between desiccation and carbon dioxide product. in animals. Biol Bull, XLVIII, 1925: 259—273. Campbell, F. 1926, 1927 cm. § 57. Campbell W. The relat. betw. nitrogen metabolism and the durat. of the larval stage of the deathwatch beetle *Xestobium*, etc. Bioch Jour XXXV 1941: 1200—1208. Capiomont et Leprieur. Monogr. des *Larinus*. Ann Soc Ent France (5), IV, 1874: 49—78. Carazzzi, D. La borsa di Berlese nella cimice dei letti, etc. Int Mon Anat Physiol, XIX 1902: 337—348. Cardot, H. Sur la survie de la fourmie argentine en cas de l' inanition, etc. CR Soc Biol, CXXVII, 1938: 310—312. Carlson, L. Enzymes in ontogenesis; esterases in the grasshopper egg. Biol Bull, LXXXI, 1941: 375—387. Caspersen, T. Ueb. den chem. Aufbau der Strukturen des Zellkernes. Protopl, XXVII, 1937: 463—467. Caubel. 1898 cm. § 8. Chalam, B. The resistance of *Anopheles* eggs to desiccation. Ind Jour Med Res, XIV, 1927: 863—866. Chapman, R. 1924 cm. § 57. Child, G. and Albertowicz, T. The effect of nipagin on the wing size

of vestigial of *Drosophila*, etc *Genetics*, XXII, 1937 188. Children, J 1824 cm § 8 Christensen (Penetration and effects of salt solution in *Corethra*) *Vid MeddNaturhForen*, LXXXVI, 1928 21—48 Clarke, W Conditions favouring wing development, etc *JourTechnCalif*, I, 1903 96—99 Claus, A *Vergl-physiol Unters zur Oekol der Wasserwanzen*, etc *ZoolJahrb*, LVIII, 1937 365—432 Einige physiol Beob ub *Sigara*, etc *ZoolAnz*, CXX, 1937 40—44 Collens, A The manurial value of locusts *BullDepAgrTrinidad*, XIV, 1915 199 Collin, G (Fatty acids in *Pachymerus* larvae) *BiochJour*, XXVII, 1933 1373—1374 Colosi, I L'ossunzione dell'acqua per via cutanea *PublStazZoolNapoli*, XIII, 1933 12—38 Cook, S and Scott K The relation between absorption and elimination of water by *Termopsis*, etc *BiolBull*, LXIII, 1932 505—512 The nutrit requirements of *Zootermopsis*, etc *JourCellCompPhysiol*, IV, 1933 95—110 Cook, S and Smith, R Metabolic relat in the termite, etc *JourCellCompPhysiol*, XIX, 1942 211—219 Cook, W Stud of the vitality of the beet leafhopper, etc *Ecol*, XXV, 1944 327—340 Corkins, C The metabolism of the honey bee colony during winter *BullWyomingAgrExpSta*, CLXXV, 1930 1—52 Corkins, C and Gilbert, C The metabolism of honey bees in winter, etc *Ibid* CLXXXVII, 1932 1—30 Cotte, J et Tian, A Observ sur le metabolisme de la mouche domestique, etc *CRSocBiol*, 1924 193—196 Cotton, R The effect of light upon the devel of the dark meal *Tenebrio*, etc *ProcEntSocWashington*, XXXII, 1930 58—60 Courtois, A Variat de la teneur en acides amines de quelques *Lepidopteres* *CRAcadSciParis*, CLXXXVI, 1928 1575—1576 Sur la faible teneur en cholesterol des chrysalides de *Lepidopteres* *Ibid*, CLCCCVIII, 1929 666—668 Sur les teneurs et variations du phosphore au cours de la nymphose de quelques *Lepidopteres* *Ibid*, CXC, 1930 1078—1080 Sur la teneur elevee de l'azote non proteique chez les insectes *Ibid* 1237—1239 Cousin, G 1929 cm § 57 Infl du temps reserve a la nutrition sur les metamorphoses de *Calliphora*, etc *CRSocBiol*, XCV, 1926 565—568 Sur le retard de la nymphose, etc *Ibid* 601—603 Sur les conditions indispensables a la nutrition et a la ponte de *Lucilia*, etc *Ibid*, C, 1929 570—572, 648—649, 731—732, 818—820, 820—822 Couvreur, E Sur la transform de la graisse en glycogene chez le ver-a-soie, etc *Ibid*, XLVII, 1895 796—798 Crescitelli, F and Taylor, I (Changes in reducing substances in *Galleria*) *JourBiolChem*, CVIII, 1935 349—353 Cressman, A and Dimestre, J 1930 cm § 57

Davies, W The effect of variation in relative humidity on certain species of *Collembola* *BritJourExpBiol*, VI, 1928 79—86 Davis, J 1917 cm § 8 Davis, J and Slater, W The aerobic and anaerobic metabolism of the common cockroach, etc *BiochJour*, XX, 1926 1167—1172, XXI, 1927 198—203, XXII, 1928 331—337 Deegener, P *Der Fettkorper* *SchroderHandbEnt*, I, 1913 Dehorne, A Sur un corps myelinique complexe dans le tissu graisseux d'une blatte, etc *CRSocBiol*, XCIII, 1925 1607—1609 Dirken, M (Metabolism in *Periplaneta*) *ArchNeerlPhysiol*, VII, 1922 126 Ditman, L Metabolism in the corn ear worm, etc *BullUnivMarylandAgrExpSta*, 414 1938 183—206 Ditman, L and Weiland, G The metabolism of the corn ear worm, etc *AnnEntSocAmer*, XXXI, 1938 578—587 Dorman, S, Hale, W and Hoskins, W The laboratory rearing of flesh-flies, etc *JourEconEnt*, XXXI, 1938 44—51 Dreyer, W Seasonal weight and total water content of the mound building ant, etc *Ecol*, XIX, 1938 38—49 Drilhon, A et Busnel, R Le potassium et la reserve alcaline chez quelques *Coleopteres* *CRSocBiol*, CXXIV, 1937 806—807 Dubois, R Contrib a l'et de la production de la lumiere par les etres vivants *BullSocZoolFrance*, XI, 1886 1—275 Sur l'huile d'oeufs de la sauterelle etc *CRAcadSciParis*, CXVI, 1893 1393—1394 L'huile de sauterelles *La Nature*, 1924 316 Dubois, R et Couvreur, E Et sur le ver-a-soie pendant la periode nymphale *AnnSocLinnLyon*, XLVIII, 1901 157—163 Sur la pretendue fixation possible du carbone par les chrysalides *CRSocBiol*, LXII, 1907 219—220 Durig, A Wasser-gehalt und Organfunktion *ArchGesPhysiol*, LXXXV, 1901 401, LXXXVII, 1901 42

Eckstein, K (Gefrassigkeit von *Dendrolimus*) *ZoolJahrb*, XXXI, 1911 59. Die Maikafer, etc *DeutForstZeit*, 1911 445—451 465—468 Bohrmehl und Exkremente

forstschadl Insekten ForshFortsch, XIV, 1938 385—386 Eddy, M Recovery from immersion in water, etc JourMorph, LI, 1931 435—465 Ely, C 1918 cm § 57 E pure, E Obs sur le corps gras des larves de Simulium ArchZoolExpGen, LXXIX, 1937 17—23 Evans, A 1939 cm § 57 Some notes on the biol and physiol of the sheep blow-fly *Lucilia*, etc BullEntRes, XXVI, 1935 115—122 Stud on the distrib of nitrogen in insects ProcRoySocLondon, A, XIII, 1938 25—29, 107—110

Falcoz, L Sur la resistance au jeune chez les Dipteres, etc CRAssFrancAvSci, L, 1927 417 Falkenhahn, H Biol Beob an Smnthurides, etc ZeitWissZool, CXLI, 1932 525—580 Farkas, K Beitr zur Energetik der Ontogenese ArchGesPhysiol, CIII, 1898 Ueb den Energienumsatz des Seidenspinners wahrend der Entwicklung, etc Ibid, XCVIII, 1903 490—546 Farrer, M Metabolism of the adult honey bee JourEconEnt, XXIV, 1931 611—616 Farsky, F cm § 8 Fasold, J Etwas ub den Wasserverbrauch der Bienen MunchBienZeit, XXXIII, 1911 29 Fatta, G et Mundula, S Le cours l' inanition absolue chez le Carabus, etc ArchItalBiol, IL, 1908 65—78 Faure-Fremiet, E La cinetique du developpement Paris, 1925 Fink, D Metabolism during embryonic and metamorphic development of insects JourGenPhysiol, VII, 1925 527—543 A micromethod for estimating the relative distrib of glutathione in insects Science, LXV, 1927 143—145 Is glutathione the arsenic receptor in insects? JourEconEnt, XX, 1927 794—801 The catalase content of the Colorado potato beetle during metamorphosis JourAgrRes, XLI, 1930 691—696 Finckenbrink, W Exp Unters zur Dewitzschen Hypothese des Apterismus, etc ZeitMorphOekol, XXVI, 1933 385—426 Fischer, E Die Hautungszahl der Argynnis Raupen und die Korpermasse der verschied Stadien, etc EntZeit, XXXIV, 1920 1—3 Fluke, C and Allers, T 1931 cm § 57 Fraenkel, G 1936 cm § 57 Frank, O Eine Methode Fleisch von Fett zu befreien ZeitBiol, XXXV, 1897 549—554 Frenzel, J 1890 cm § 57 Frew, I Stud in the metabolism of insect metamorphosis BritJourExpBiol, VI, 1929 205—218 Fricker, 1885, cm § 8 Frost, S 1928 cm § 15 Fulton, R and Chamberlin, J 1934 cm § 57

Garrett, F and H The effect of a lead salt on lepidopt larvae Nature, CX, 1922 380 Gautier, C et Riel, R 1919 cm § 57 Gee, W [Oenocytes in Platyphylax] BiolBull, XXI, 1911 222—234 Gelei, J (Die Ertragung der Trockenheit durch die Dasyhelea-Larven) MagyBiolKutIntMunk, III, 1930 265—271 Genna, M 1923 cm § 57 Giard, A L'anhydrobiose, etc CRSocBiol, XLVI, 1894 497—500 Retard de l' evolution determine par anhydrobiose, etc Ibid, XLVIII, 1896 837—839 Gibson, A, Gorham, R, Hudson, H and Flock, J 1925 cm § 57 Gill, C The infl of humidity on the life-history of mosquitoes, etc TransRoySocTropMedHyd, XIV, 1921 77—99 Ginstous, R Infl de la lumiere violette sur les vers-a-soie JourAgrPrat, II, 1872 232—233 Giunti, M cm § 8 Glaser, R 1923 cm § 57 Glaser, R and Chapman, J 1916 cm § 8 Glasgow, H 1914 cm § 57 Goessmann, A Ueb die Natur des Fettes der Cochenille AnnChemPharm, LXXXVI, 1853 317—330 Ueb die Bestandteile der Canthariden Gottingen, 1853 Ueb die Margarinsaure in Fette der Canthariden AnnPharm, LXXXIX, 1854 123—125 Goesswald, K 1934 cm § 57 Gourevitch, A Le quotient respiratoire des blattes en fonction de la nourriture CRSocBiol, XCVIII, 1928 26—27 L'action specif dynamique chez les blattes CRAcadSciParis, CLXXXVII, 1928 65—67. Grandis, V e Muzio G Sur processi d'assimilazione del Callidium, etc BollMusZoolAnatCom-Torino, XII, 1897 1—8 Sur les processus d'assimilation du Callidium, etc ArchItalBiol, XXIX, 1898 315—324 Green, T Function of the spiracles of insects Nature, CXXIX, 1932 582 Gresens, J Vers ub die Widerstandsfahigkeit einiger Susswassertiere gegenuber Salzlosungen ZeitMorphOekol, XII, 1928 706—800 Gruner, M 1900 cm § 57 Guarinoni Ueb den Einfl des violetten Lichtes auf die Seidenraupen ZentrAgrChem, I, 1872 207—208 Guibourt, N 1858 cm § 57 Gunn, D Temperature and humidity relations of the cockroach Nature, CXXVIII, 1931 186—187. Gunn, D and Notley, F (Effect of humidity and temperature on cockroach) JourExpBiol, XIII, 1936 28—34 Guyenot, E 1906—1917 cm § 57

Haber, V. 1926 см. § 8. Haemmerling, J. Zur Frage des Todes, etc. Naturw., XX, 1932: 97—102, 116—121. Hall, F. The vital limit of exsiccation, etc. Biol-Bull., XLII, 1922: 31—51. Hanbury, D. Note on two insect products, etc. JourProc-LinnSocLondon, III, 1859: 178—183. Handlirsch, A. 1926 см. § 57. Hargue, J. A study of the proteins of certain insects, etc. JourAgrRes, XVI, 1917: 633—637. Harnisch, O. 1925 см. § 8. Harnley, M. A critical temperature for lengthening of the vestigial wings of *Drosophila*, etc. JourExpZool, LV, 1930: 363—368. The growth curves of the length of the vestigial wings in *Drosophila*, etc. AmerNatur, LXVII, 1933: 71—72. Harris, R. 1923 см. § 57. Hartman, S. and Wai-Sing-Wong. 1932 см. § 57. Has, kins, C. and Enzmann, E. Stud. of certain sociol. and physiol. features in the Formicidae. AnnNewYorkAcadSci, XXXVII, 1938: 97—162. Hatanô, I. Lime and silkworm. BullAssSéricJapon, XVIII, 1916: 1—4. Hatanô, I. et Thorrii, S. Sur la chaux au point de vue de la nutrition, etc. Ibid: 5—11. Haupt, H. 1922 см. § 57. Haviland, M. The exp. production of winged forms in an Aphid, etc. AnnApplBiol, VIII 1921: 101—104. Haydak, M. 1934, 1936, 1937 см. § 57. Changes in total nitrogen content during the life of imago of the worker honey bee. JourAgrRes, XLI, 1934: 21—28. Healdlee, F. Some data on the effect of temperature and moisture on the rate of insect metabolism. JourEconEnt, VII, 1914: 113—121, 413—417. Infl. of atmosph. moisture upon insect metabolism. RepDerEntNewJersyAgrExpSta, 1916: 486—490. Some facts relative to the infl. of atmosph. humidity on insect metabolism. JourEconEnt, X, 1917: 31—41. The responses of the bean-weevil to different percentage of moisture. Ibid, XIV 1921: 264—268. Some data relat. to the relationship of temp. to codling moth activity. JourNewYorkEntSoc, XXXVI, 1928: 147—163. Heinemann, C. Aschenanalys: mexikan. Cucujos. ArchGesPhysiol, VII, 1873: 365—366. Heinz, A. Der Honigtaue III Monatsbl, XI, 1911, 90. Heller, J. Sur la transform. des matières albuminoïdes pendant la métamorphose, etc. CRSocBiol, XC, 1924: 1360—1361. Unters. üb. die Metamorphose der Insekten. ArchGesPhysiol, CCX, 1925: 736—754; BiochZeit, CLXV, 1925: 411—419; ZeitVerglPhysiol, XI, 1930: 448. Rech. sur le métabolisme nymphal des insectes. CRSocBiol, XCII, 1925: 1006—1008; XCIII, 1926: 1632—1634. Chem. Unters. üb. die Metamorphose der Insekten. BiochZeit, CLXIX, 1926: 208—234; CLXX, 1926: 74—81; CLXXII, 1926: 59—73. Quant. Stud. üb. die Erbfaktoren der Stoffwechselgrösse bei dem Schmetterlingspuppen. BiolZentr, LI, 1931: 259—269. Ueb. den Einfl. der relat. Feuchtigkeit auf den Wasserverlust der überwint. Schmetterlingspuppen. ZeitVergl-Physiol, XVIII, 1933: 796—802. Les composés phosphoriques chez la nymphe et le papillon de *Deilephila*, etc. CRSocBiol, CXXI, 1936: 414—416. Hemmingsen, A. The blood sugar of some invertebrates. SkandArkPhysiol, XLV, 1924: 204—210. Henneguy, F. Le corps adipeux des Muscides pendant la métamorphose. CR AcadScie Paris, CXXXI, 1900. Henry et Bounoure. 1827 см. § 8. Herms, W. An ecol. and exp. study of Sarcophagidae, etc. JourExpZool, IV, 1907: 45—83. The effect of different quantities of food during the larval period on the sex ratio and size of *Lucilia* and *Theobaldia*, etc. JourEconEnt, XXI, 1928: 720. Hermann, E. Ueb. besond. Elemente im Fettkörper der Fliege. ZoolAnz, LII, 1921: 193—200. Hiratsuka, E. Res. on the nutrit. of the silk worm. BullExpSericStat, I, 1920: 257—315. Hobson, R. 1932, 1933 см. § 57. Hodge, C. Growth and nutrition of *Melanoplus*, etc. AnatRec, LI, 1931: 34—35. Hodgson, A. Some aspects on the rôle of water in insect hibernation. EcolMonogr, VII, 1937: 271—315. Hofmann, C. Der Einfl. von Hunger und engem Lebensraum auf das Wachstum und die Fortpflanzung, etc. ZeitAngEnt, XX, 1933: 51—84. Hofmann, F. Der Uebergang von Nahrungsfett in die Zellen des Tierkörpers. ZeitBiol, VIII, 1872: 152—181. Hollande, A. Format. endogènes des cristalloïdes albuminoïdes et des urates des cellules adipeuses des chenilles de *Vanessa*, etc. ArchZool, LIII, 1914: 559—578. Les cérodocytes ou oenocytes des insectes, etc. ArchAnatMicr, XVI, 1914: 1—66. Hollande, A. et Cordebar, H. Notes chim. et physiол. se rapportant aux excréments de la teigne du crin *Tineola*, etc. BullSocChimBiol, III, 1926: 631—635. Hornung, E. und Bley, L. 1835 см. § 8. Horvath, G. Die Excremente der gallenbewohn. Aphiden. WienEntZeit, VI, 1887

249—254. Hosselet, C. Les oenocytes de *Culex*, etc. *CRAcadSciParis*, CLXXX, 1925: 399—401. Ét. cytol. du tissu adipeux de larves des Phryganides. *CRSocBiol*, XCVI, 1927: 1382—1384. Huerre, R. Sur la graisse de cochenille, etc. *JourPharmChim*, IV, 1911: 56—65. Huff, C. 1928 cm. § 57. Hunter, W. and Pierce, W. The Mexican cotton boll weevil. *USBurEntBull*, CXIV, 1912.

Imms, A. 1929 cm. § 57. Inoue, Y. and Suzuki, B. The selective hydrogenation of unsaturated acids, etc. *ProcImpAcadTokyo*, VII, 1931: 15—18. Inouye, R. A contrib. to the study of the chem. compos. of the silk worm of differ. stages of its metamorphosis. *JourCollAgrUnivTokyo*, V, 1912: 67—79. Inouye, R., Miwa, T. and Kitasawa, K. [Tryptophan in the silk worm pupae]. *BullSericInd*, VI, 1933.

Jack, R. Locusts as food for stock. *RhodesiaAgrJour*, XXI, 1924: 630—632. Water and fat content of the tsetse flies. *Nature*, CXXXIX, 1937: 31. Jackson, C. Water and fat content in tsetse flies. *Nature*, CXXXIX, 1937: 674—675. Janet, C. (Origine du corps graisseux chez les Muscides). *BullSocEntFrance*, 1907: 350—351. Jarvis, E. 1923 cm. § 8. Javillier, M. et Crémieu, A. Phosphore nucléaire, bilans et rapports phosphorés, etc. *BullSocChemBiol*, X, 1928: 338—341. Jezewska, M. Les changements de la teneur en tryptophane au cours du développement, etc. *CRSocBiol*, XCV, 1926: 910—912. Johnson, C. (Water absorption by eggs). *TransSocBritEnt*, I, 1934: 1—32. The absorption of water and the associated volume changes in the eggs of *Notostira*, etc. *JourExpBiol*, XIV, 1937: 413—421. Insect survival in relation to the rate of water loss. *BiolRev*, XVII, 1942: 151—177. Jordan, H. 1913 cm. § 57. Jordan, K. Note on the distrib. of the organ of Berlese, etc. *Ectoparas*, I, 1922: 284—286. Kaiser, A. Der heutige Stand der Mannafrage. *MittThurgauNatGes*. XXV, 1924: 1—59. Kaneko S. Stud. üb. den Fett- und Glykogenstoffwechsel von *Bombyx mori*, etc. *TransJapPatholSoc*, XIV, 1924: 229—231. Kawase, S., Iwaoka, S. and Saito, R. Change of the bodily constit. during the growth of silk worms. *JourSciAgrSocTokyo*, CXXXVI, 1913: 21—41. Kawase, S., Suda, K. and Fukusawa, A. Chrysalis oil. *JourChemSocJapan*, XLII, 1921: 181—235. Keilin. 1921 cm. § 8. Keller-Kitzinger, R. Kann die erwachs. Arbeiterin der Honigbiene Eiweissverwerten? *ZeitVerglPhysiol*, XXII, 1935: 1—31. Kellner, O. 1884, 1887 cm. § 57. Kellogg, V. and Bell, R. (Inanition). *JourExpZool*, I, 1904: 357. Kemnitz, G. 1914, 1917 cm. § 8. Kemper, H. Beitr. zur Biol. der Bettwanze, etc. *ZeitMorphOekol*, XIX, 1930: 160—183. *ZeitParasKunde*, V, 1932: 112—137. Kennedy, J. The humidity reactions of the African migrat. locust, etc. *JourExpBiol*, XIV, 1937: 187—197. Kestner, O. und Plaut, R. Der allg. Stoffwechsel. *WintersteinHandbVerglPhysiol*, II, 1924: 901—995. Khouvine, Y. et Grégoire, J. Repartit. du phosphore dans les larves, les pupes et les imagos de *Calliphora*, etc. *CRSocBiol*, CXXX, 1939: 1050—1051. Kirschner, R. Beitr. zur Biol. von *Phorodon*, etc. *BiolZentr*, LII, 1932: 103—117. Koch, H. [Chloride uptake by anal papillae in *Chironomus* and *Culex*]. *JourExpBiol*, XV, 1938: 152—160. Koehler, A. Weist die Biene in ihrem Körper Reservestoffe für die Winterruhe auf? *SchweizBienZeit*, XLIV, 1921: 424—428. Koehler, W. Der Einfl. verschied. Ernährungsgrade auf äusseren Körpermerkmale, auf die Entwicklungsgeschwindigkeit, etc. *BiolZentr*, LX, 1940: 34—69. Koizumi, K. Exp. Stud. üb. die Transpiration und den Wärmehaushalt bei Insekten. *MemFacSciTaihokuUniv*, XII, 1934: 1—179; 1935: 281—380. Kojima, K. Das Eisen in norm. und pathol. Geweben, etc. *NagoyaJourMedSci*, V, 1930: 34—38, 49—60. Kollmann, M. Notes sur les réserves albuminoïdes des insectes, etc. *BullSocZoolFrance*, XXXIV, 1909: 149—155. Kopic, S. Exp. on metamorphosis of insects. *BullIntAcadPolonSci*, B, 1917: 57—60. L'infl. de l'inanition sur le dével. et la durée de la vie des insectes. *MemInstNatPolon-EconRur*, I, 1921: 164—192. De l'infl. de l'inanition des femelles et celle des mâles sur la progéniture chez les insectes. *Ibid*, II, 1922: 138—159. Stud. on the infl. of inanition on the development and the duration of life in insects. *BiolBull*, XLVI, 1924: 1—21. On the heterogeneous infl. of starvation of male and of female insects on their offspring. *Ibid*: 22—34. On the infl. of intermittent starvation on the longevity of the imaginal stage of

Drosophila, etc. *BritJourExpBiol*, V, 1928: 204—211. L'infl. du jeûne intermittent sur la durée de la vie de la forme adulte de *Drosophila*, etc. *ActaBiolExpVarsovie*, I, 1928: 1—20. On the advant. infl. of food interval upon the growth of the caterpillar of gypsy moth. *CRSocSciVarsovie*, XXX, 1937: 161—172. Ueb. den posit. Einfl. vorübergehend angewandter Hungerkuren auf das weitere Wachstum der Schmetterlingsraupen. *ZeitVergl. Physiol*, XXVI, 1938: 102—106. K o t a k e, Y. und S e r a, Y. Findet die Umwandlung von Fett in Glykogen bei der Seidenaupе während der Metamorphose statt? *ZeitPhysiol-Chem*, LXII, 1909: 115—117. K r e m e r, J. (Oenocyten bei Coccineliden). *ZoolJahrb*, XL, 1917: 105—154; XLI, 1920: 175—272. Die Oenocyten der Coleopteren. *ZeitMikrAnat-Forsch*, II, 1925: 536—581; IV, 1926: 290—345. K r e u s c h e r, A. Der Fettkörper und die Oenocyten von *Dytiscus*, etc. *ZeitWissZool*, CXIX, 1922: 247—287. K r i ž e n e c k y, J. Ueb. die beschleun. Einwirk. der Hungers auf die Metamorphose. *BiolZentr*, XXXIV, 1914: 46—59. Ein Beitr. zum Stud. der Bedeut. der osmot. Verhältnisse für Organismus. *ArchGesPhysiol*, CLXII, 1916. K r u e p e r, F. Ueb. Verkalkungserscheinungen bei Dipteren-Larven, etc. *ArchHydrob*, XXII, 1930: 185—220. K r u m m a c h e r, O. und W e i n l a n d, E. Kritik der chem. Befunde über die Zuckerbildung in den Puppen, etc. *ZeitBiol*, LII, 1909: 273—279. K u e b l y, 1886 cm. § 8. K u e l z, E. Ueb. eine Versuchsform Bernards, welche die Entstehung des Glykogens aus Eiweiss beweisen soll. *ArchGesPhysiol*, XXIV, 1881: 70—74. K u e h n e l t, W. Beitr. zur Kennt. des Wasserhaushaltes der Insekten. *VerhVIIIntKongrEnt*, II, 1939: 797—807. K u t s c h e r, F. und A c k e r m a n n, D. Vergl.-physiol. Unters. verschied. Tierklassen auf tierische Alkaloide, etc. *ZeitBiol*, LXXXIV, 1926: 181—192.

L a c a z e - D u t h i e r s, H. et R i c h e, A. 1854 cm. § 57. L a f o n, M. Le besoin qualit. d'azote chez *Drosophila*, etc. *CRAcadSciParis*, CCVII, 1938: 306—308. L a n d o i s, L. 1865 cm. § 8. L a n d o w s k i, J. Infl. of isolation and of cohabitation on the development and growth of the larvae of *Periplaneta*, etc. *CRSocSciVarsovie*, XXX, 1937: 190—203. Der Einfl. der Einzelhaltung und des gemeinschaft. Lebens auf die Entw. und das Wachstum der Larven von *Periplaneta*, etc. *BiolZentr*, LVIII, 1938: 512—515. L a r s o n, A. and F i s h e r, C. Longevity and fecundity of *Bruchus quadrimaculatus* Fab. as influenced by different foods. *JourAgrRes*, XXIX, 1924: 297—305. L a s s a i g n e, J. Note sur l'exist. d'une huile fixe dans les vers-à-soie. *JourChimMed*, XX, 1844: 471—472. L a v i n i, G. 1834 cm. § 8. L e d e r l e, P. 1920 cm. § 57. L e e s o n, H. The eff. of temp. and humid. upon the survival of cert. unfed rat fleas. *Paras*, XXIV, 1932: 196—209. Further exp. upon the longevity of *Xenopsylla*, etc. *Ibid*, XXVIII, 1936: 403—409. L e m c h e, H. Einige Fälle von Flügelreduktion bei *Selenia bilunaria* Esp. nach Fütterung mit Mangan inkrustierten Blättern. *BiolZentr*, LIII, 1933: 591—600. L e w k o w i t s c h, J. Chrysalidenöl. *ZeitUntersNahrGenussMitt*, XII, 1906: 659—660. Das Unverseifbare im Chrysalidenöl. *Ibid*, XIII, 1907: 552. (Das Fett der Puppen von *Bombyx mori*). *ChemRevFettHarzInd*, XIV, 1907: 170. Technologie et analyse chim. des huiles, graisses et cires. Paris, 1907. Chem. technology and analysis of oils, fats and waxes. London, 1914: 896—928. L e y d i g, F. 1860 cm. § 8. Einige Worte üb. den Fettkörper der Arthropoden. *ArchAnat*, 1863: 192—203. L i e b e r m a n n, C. Ueb. das Wachs und die Fette der Cochenille. *BerDeutChemGes*, XVIII, 1885: 1982—1983. Tierisches Dextran, etc. *ArchGesPhysiol*, XL, 1887: 454—459. L i e b m a n n, E. Weit. Unters. üb. das Chloragogen. *ZoolJahrb*, LIV, 1931: 417—434. L i g h t, S. and S a n f o r d, M. 1928 cm. § 57. L i l l e l a n d, O. Durat. of life without food in *Drosophila*, etc. *BiolBull*, LXXIV, 1938: 314—318. L i n d e m a n n, H. Unters. üb. Wirkungsbedingungen und Wirkungsbereich der oxydier. Fermente der Hämolymphe der Insekten. Hamburg, 1926, 1—36. L i n d e n, M. 1903 cm. § 57. L'assimilation de l'acide carbonique par les chrysalides de Lépidoptères. *CRAcadSciParis*, CXLI, 1905: 1258—1260; *CRSocBiol*, LIX, 1905: 692—694; LXII, 1907: 360—362, 371—372, 428—429. L'augmentation de poids des chrysalides, etc. *Ibid*, LIX, 1905: 696—697. Comparaison entre les phénom. d'assimilation du carbone chez les chrysalides, etc. *Ibid*: 694—696. Die Atmung der Schmetterlingspuppen. *SitzBerNiederrheinGesNatHeilk*, 1905: 7—17. Die Assimilationstätigkeit bei Puppen und Raupen, etc. *ArchAnatPhysiolSuppl*, I, 1906: 1—108, 229. Assimilation

du carbone et de l'azote de l'air atmosphérique par le schrysalides et les chemilles, etc. ZoolZentr, XIII, 1906 : 694. Kohlensäure-Assimilation bei Puppen und Raupen, etc. VerDeutNaturAerzte, LXXVII, 1906: 206—210. Gewichtszunahme von Schmetterlingspuppen in kohlensäurereicher Atmosphäre. Ibid, LXXVIII, 1907: 293—296; SitzBerGesNatBonn, 1908: 1—11. Der Einfl. des Kohlensäuregehaltes der Atemluft auf die Gewichtsveränderung von Schmetterlingspuppen. ArchAnatPhysiol, 1907: 162—208. Die Veränderung des Körpergewichtes bei hungernden Schmetterlingen. BiolZentr, XXVII, 1907: 449—457. Eine Bestät. der Möglichkeit Schmetterlingspuppen durch Kohlensäure zu mästen. ArchAnatPhysiol, 1909: 34—41. Bemerk. zu Ernst Th. v. Brückes Arbeit, etc. Ibid: 402—404, 405. Der Einfl. des Kohlensäuregehaltes der Atemluft auf die Gewichtsveränderung, etc. ArchPhysiol, 1910. Suppl: 153—198. Neue Beweise für die Assimilation der Luftkohlensäure, etc. SitzBerNatHistVerBonn, 1910: 25—37. Die Assimilationsthätigkeit bei Schmetterlingspuppen, Leipzig, 1912: 1—164. Little, A. Locusts and locust meal as poultry food. Rhodesia AgrJour, XXI, 1924: 334. Loe b, J. 1915 cm. § 57. Einfl. des Lichtes auf die Oxydationsvorgänge im thier. Organismus. ArchGesPhysiol, XLII, 1888: 393—407. Loe b, J. and Northrop, J. 1916, 1917 cm. § 57. Lotmar, R. 1934, 1935 cm. § 57. Unters. üb. den Eisenstoffwechsel der Insekten, etc. RevSuisseZool, XLV, 1938: 237—271. Der Eiweissstoffwechsel im Bienenvolk, etc. LandwJahrbSchweiz, 1939. Luciani, L. et Lo Monaco, D. Accroissement progressif en poids et en azote du ver-à-soie, etc. ArchItalBiol, XXVII, 1897: 340—349; RendAccadLincei, VI, 1897: 155—162. Ludwig, D. Stud. on the metamorphosis of the Japanese beetle, etc. JourExpZool, LX, 1931: 309—323. The effect of temperature on the growth curves of the Japanese beetle, etc. AnatRec, LI, 1931, suppl: 44; PhysiolZool, V, 1932: 431—447. Changes in the glucose content of the Japanese beetle, etc. AnatRec, LIV, 1932, suppl: 43. (On the inanition). Ibid, LXIV, suppl, 1935: 83. The effect of dessication on survival and metamorphosis of the Japanese beetle, etc. PhysiolZool, IX, 1936: 27—42. The effect of different relative humidities on survival and metamorphosis of Japanese beetle. Ibid, X, 1937: 171—179. The effect of different relative humidities on respir. metabolism and survival of grasshopper Chortophaga, etc. Ibid, X, 1937: 342—351. Ludwig, D. and Cable, R. The effect of alternating temperatures on the pupal development of Drosophila, etc. AnatRec, LIV, 1932, suppl: 23; PhysiolZool, VI, 1933: 493—508. Lutz, F. (Effects of inanition). BullMusNatHist, XXXIV, 1915: 605.

Maack, J. Beifütterung von Jod an Raupen, EntAnz, IX, 1929: 100—101. Maciucă, C. Variat. saisonnières des glucides dans l'organisme de Pyrrhocoris, etc. CRSocBiol, CXVI, 1934: 1178—1180. MacLagan, D. An ecol. study of the lucerne flea Smynturus, etc. BullEntRes, XXIII, 193 : 101—145, 151—190. Maercks, H. Wird der Wasserhaushalt der Insekten durch das Daltonschen Gesetz bestimmt? AnzSchädl, IX, 1933: 66—68. Maignon, F. De la production de glucose sous l'influence de la vie asphyxique, etc. CR AcadSciParis, CXXXVII, 1903: 93—95. Maillot, E. et Lambert, F. 1902 cm. § 2. Maluf, N. [Effects of inanition]. PhysiolRev, XVIII, 1938: 28. The longevity of insects during complete inanition, AmerNat, LXXIII, 1939: 280—285. Manunta, C. Sul metabolismo dei grossi nella tignuola degli alveori, Galleria, etc. AttiAccadLincei, XVII, 1933: 309—317. Ric. biochim. su due Lepidotteri, etc. MemAccadLincei, VI, 1935: 75—161. Marcou, I. et Derevici, M. Sur la répartition de l'histamine dans l'abeille, etc. CRSocBiol, CXXVI, 1937: 726—728. Martini, L. La tolleranza di bachi per il digiuno. BollSeric, XXXII, 1925. Maskell. On the honeydew of Coccidae, etc. TransNewZealInst, XIX, 1887: 41. Mason, A. Relation of environm. factors to wing development in Aphids. FloridaEnt, VI, 1922: 25—32; VII, 1923: 1—7. Mayer, A. Ernährungsphysiol. Unters. an Nonnenraupen, etc. ZeitAngEnt, XXVII, 1940: 187—207, 408—449. Mayne, B. A study of the infl. of relat. humidity on the life and infectibility of the mosquito. IndJourMedRes, XVII, 1930: 1119—1136. McCulloch, J. Longevity of the larval stage of the cadelle. JourEconEnt, XV, 1922: 240—243. McCulloch, J. and Hayes, W. The reciprocal relation of soil and insects. Ecol, III, 1922: 288—301. McHargue, J. A study of the proteins of certain insects, etc. JourAgrRes, X, 1917: 633—637. Melampy, R. and Maynard, L.

1937 cm. § 57. Melander, A. and Brues, C. The chem. nature of some insect secretions. BullWisconsinNatHistSoc, IV, 1906: 22—36. Mell, R. 1922 cm. § 15. Mellanby, K. The infl. of atmosph. humidity on the thermal death point, etc. JourExpBiol, IX, 1932: 222—231. The eff. of atmosph. humidity on the metabolism of the fasting meal worm, etc. ProcRoySocLondon, B, CXI, 1932: 376—390. Eff. of temperature and humidity on the metabolism of the fasting bed bug, etc. Parasit, XXIV, 1932: 419—428. (The temperature of the insects, environment). ProcRoyEntSocLondon, VIII, 1933: 22—24. The infl. of temperature and humidity on the pupation of *Xenopsylla*, etc. BullEntRes, XXIV, 1933: 197—202. The site of loss of water from insects. ProcRoySocLondon, B, CXVI, 1934: 139—149. The infl. of starvation on the thermal death-point, etc. JourExpBiol, XI, 1934: 48—53. Eff. of temp. and humid. on the clothes moth larva, etc. AnnApplBiol, XXI, 1934: 476—482. The evaporation of water from insects. BiolRev, X, 1935: 317—333. Humidity and metabolism. Nature, CXXXVIII, 1936: 124. Water and fat content in tsetse flies. Ibid, CXXXIX, 1937: 883. Melvin, R. 1931 cm. § 8. Menozzi, A. e More-schi, A. Ric. nel gruppo della colesterina, etc. AttiAccadLincei, XVII, 1908: 95—99; XIX, 1910: 126—129. Mensan, H. The infl. of constant temperature and humidity on the rate of growth and relative size, etc. AnnEntSocAmer, XXIX, 1936: 279. Mercier, L. Contrib. à l'ét. de la régression d'un organe, etc. CRAcadSciParis, CLXXIV, 1922: 637—640. L'atrophie des muscles du vol, etc. Ibid, CLXXVII, 1924: 591—594. Mickel, C. An analysis of a bimodal variat. in size of the parasite *Dasymutilla*, etc. EntNews, XXXV, 1924: 236—242. Millot, J. et Fontaine, M. Ét. physiol. sur les Orthoptères, etc. BullSocHistNatAfriqueNord, XXVIII, 1937: 412—418. Mirande, M. Sur la prés. d'un corps réducteur dans le tégument, etc. ArchAnatMicr, VII, 1905: 207—231. Sur une nouv. fonction du tégument, etc. Ibid: 232—238. A propos de la fixation du carbone atmosph. CRSocBiol, LXIII, 1907: 558—560. Montalenti, G. Sull'ipoderma e il tessuto adiposo nei ventri delle termiti. BollIstZoolRoma, VI, 1928: 113—125. Monzini, C. Comport. dell'azoto degli amidoacidi nelle uova del *Bombyx mori* durante lo sviluppo. AnnStazBacPadova, XLIV, 1925: 85. Mueller, G. 1924. cm. § 57. Musconi, L. L'accrescimento delle larve di mosca *Calliphora*, etc. BollLaboolGenAgrPortici, XVIII, 1925: 95—115. Muttkowski, R. 1921 cm. § 8. Stud. on the blood of insects. BullBrooklynEntSoc, XVIII, 1923: 127—136; XIX, 1924: 4—24, 128—144.

Nakahara, W. Stud. of amitosis, its physiol. relations in the adipose cells, etc. JourMorph, XXX, 1918: 483—535. Nakajima, S. (Tryptophan in *Bombyx*). Bull-SciFacSerikJusuUniv, II, 1926. Nash, T. The relationship between *Glossina morsitans* and the evaporation rate. BullEntRes, XXII, 1931: 383—384. Nazari, A. 1899 cm. § 57. Necheles, H. Observ. on the causes of night activity in some insects. ChineseJourPhysiol, I, 1927: 143—156. Needham, D. The chem. changes during the metamorphosis of insects. BiolRev, XLIV, 1929: 307—326. Needham ChemEmbr, III, 1932: 1685—1711. Neger, F. 1910 cm. § 57. Honigtau, etc. NaturwWoch, XVII, 1918: 576. Neils, J. Wing production in Aphids. EntNews, XXIII, 1912: 149—151. Nelson, J., Sturtevant, A. and Lineburg, B. 1924 cm. § 57. Nielsen, E. Ueb. den Stoffwechsel der von Grabwespen paralyisierten Tiere. VidMedDanskNaturhistFor, IC, 1935: 149—231. Nishikata, T. Ein exper. Beitr. zum Stud. der Fettbildung aus Eiweiss, etc. JourBiochTokyo, I, 1922: 261—279. Nodon, A. et Cuvier, G. CRAcadSciParis, CLXXVII, 1924: 486. Northrop, J. The infl. of the intensity of light on the rate of growth and duration of life of *Drosophila*. JourGenPhysiol, IX, 1925: 81—86.

Oekland, F. Wieviel Blattlauszucker verbraucht die rote Waldameise, etc. BiolZentr, L, 1930: 449—459. Oshima, M. 1919 cm. § 57. Chem. stud. of the silkworm pupa, etc. JourFishInstTokyo, XXIII, 1928: 114—117. Ostwald, W. Ueb. die Lichtempfindlichkeit tier. Oxydasen, etc. iochZeit, X, 1908: 1—130.

Packard, A. 1877 cm. § 8. Pagnoul, A. 1895 cm. § 8. Paillot, A. et Noel, R. Sur l'origine des inclusions albuminoïdes du corps adipeux, etc. CRAcadSciParis, CLXXXII.

1926 1044—1046 Rech histophysiol sur le tissu adipeux des larves d'insectes, etc BullHistAppl, V, 1928 1—20, 56—78, 105—128 Pantei, J Le calcium dans la physiol normale des Phasmides, etc CRAcadSciParis, CLXVIII, 1919 127—129 Le calcium, forme de reserve dans la femelle des Phasmides, etc Ibid 241—244 Rôle de calcium dans la mineralisation du noyau, etc Ibid 318—320 Pardi, L Sull'origine del glicogeno nei corpi grassi durante la ninfosi, etc MonitZoolItal, XLVIII, 1937 276—278 Utilizzazione dei globuli proteici di riserva durante la ninfosi, etc Ibid, IL, 1938 284—292 Origine e comportamento del glicogeno nei corpi grassi, etc ArchItalAnatEmbr, XL, 1938 281—300 Parhon, M 1909 cm § 57 Parker, S The infl of the temperature upon the amount of food consumed and the number of eggs laid by grasshoppers Trans4IntEntCongrIthaca, II, 1929 Parnas, J Allgemeines und Vergleichendes des Wasserhaushalt. HandbNormPathPhysiol, XVII, 1926 Passerini, N 1925 cm § 57 Pears, L Some phases of the relation of temperature to the development of insects BullWestVirginiaAgrExpSta, CCVIII, 1927 1—62 ThesesUnivChicagoSciSer, III, 1925 309—314 Pearl, R 1926 cm § 57 Starvation life curves Nature, CXIII, 1924 854 Pearl, R, Allen, A and Penniman, W 1926 cm. § 57 Pearl, R and Parker, S Exp stud on the duration of life AmerNat, LVI, 1922 174—187, 273—280, 312—321, 385—397, LVIII, 1924 71—82, 193—218 Pearl, R, Parker, S and Gonzalez, B Exp stud on the duration of life Ibid, LVII, 1923 LVIII, 1923 153—191, 289—325 Péligot, F 1851, 1852, 1865, 1867 cm § 8 Pelletier, P et Caventou Examen chim de la cochenille, etc AnnChimPhys, VIII, 1818 270—276 NouvBullSocPhilom, 1818 85—89 Pepper, J 1932 cm. § 57 Pérez, C Sur les oenocytes de la fourmie rousse, etc BullSocEntFrance, 1901: 351—353 Sur le tissu adipeux imaginal des Muscides ProcVerSocSciBordeaux, 1902—1903 Origine du tissu adipeux imaginal chez les Muscides CRSocBiol, LXIII, 1907 134—139 Sur les inclusions des cellules grasses des insectes pendant la metamorphose ArchZoolExp, LIX, 1920: 5—10 Petersen, H 1913 cm § 57 Petkow, P 1928 cm § 57 Pflueger, E Ueb die Entstehung von Fett aus Eiweiss, etc ArchGesPhysiol, LI, 1892 279 Phillips, E 1927 cm § 57 Pickel, G Zusammenstellung und Messungen uber den Wasserverbrauch von zwei Bienenvolkern MunchBienZeit, XXXIII, 1911: 205 Pierce, D 1915 cm § 57 A new interpret of the relationship of temper and humid to insect development JourAgrRes, V, 1916 1183—1191 Piéron, H 1907 cm § 57 Pigorini, L 1924 cm § 57 A proposito dell'azione fisiol di amidoacidi somministrata alle larve di Bombyx mori AnnStazBacPadova, XLI, 1915 30, XLII, 1917 136 Comportamento del glicogeno nelle uova di Bombyx, etc AttiIstVeneto, LXXXII, 1923 351—355. Nuove ric biochim sull'uova del figulello BullSeric, XXXVII, 1924 1—2 Sulla viscosita dei succhi d'uovo, etc BiochTerapSper, XI, 1924: 1—5 Ult ric bioch sull'uovo, etc Ibid, XII, 1925 1—18 Contrib alla conosc dei fenomeni chim dell'uovo, etc AnnStazBacSperPadova, XLIV, 1925 Ult ric chim nell'uovo di Bombyx mori Ibid, XLIV, 1925 Ult ric biochim sull'uovo degli insetti Ibid, XLV, 1927 18—38 Contrib alla fisiol dell'uovo negli insetti FondSperAgr, 1928 Pigorini, L e Tonon, A Ric morfol o fisiol sulle sfere vitelline dell'uovo di figulello ArchFarmSper, XLIII, 1927 Pilewiczowna, M Sur le métabolisme azote des insectes TravInstNencki, III, 1926 1—24 Poisson, R 1939 cm § 57 Porta, A 1902—1904 cm § 57 Portier, P et Rorthays, R Sur l'évolution ponderale des chrysalides, etc CRSocBiol, IC, 1928 1954—1956 Interprétation de la constance de poids que presentent certaines chrysalides, etc Ibid 1956—1958 Poulton, E Notes in 1885 upon lepidopterous larvae and pupae, including an account of the loss of weight, etc TransEntSocLondon, 1885 Pruthi, H (On the inanition) JourExpBiol, III, 1925 1 Pussard, R 1933 cm § 57

Rabow, S Verwertung der Maikafer zur Fettgewinnung ChemZeit, XL, 1916 401 Raimann, E Ueb das Fett der Cochenille SitzBerWienAkad, XCII, 1885 1126—1133, MonatChem, VI, 1886 891—898 Ramsay, J The evaporation of water from the cockroach JourExpBiol, XII, 1935 373—383 Rathsamhausen, J 1922 cm § 57 Ratte, F On the larva and larval cases of some Australian Aphrophoridae ProcLinnSocNewSouthWales, IX, 1884 1164—1169 Raumer, E Ueb die Zu-

sammensetzung des Honigtaues, etc. *ZeitAnalChem*, XXXIII, 1894: 397—408. *Regen*, J. Unters. üb. den Winterschlaf der Larven von *Gryllus*, etc. *ZoolAnz*, XXX, 1906: 131—135. *Remy*, P. L'iode et le développement des insectes. *BullSocNancy*, II, 1923: 45—54. *Ribaga*, C. Sopra un organo particolare delle cimici dei letti, *RivPatVeg*, V, 1897: 343—352. *Richardson*, C. A. *A physiol. study of the growth of the Mediterranean flour moth Ephestia*, etc. *JourAgrRes*, XXXII, 1926: 895—929. *Ripper*, W. *Chamignon-Springschwänze*, etc. *ZeitAngEnt*, XVI, 1930: 546—584. *Rivnay*, E. The infl. of relative humidity upon the rate of devel. of the bed bug, etc. *BullSocRoyEntEgypte*, I—II, 1932: 13—16. Moisture as the factor affecting living development in the citrus aphid *Toxoptera*, etc. *BullEntRes*, XXVIII, 1937: 173—179. *Robinson*, W. Water binding capacity of colloids, etc. *JourEconEnt*, XXX, 1927: 80—88. Water conservation in insects. *Ibid*, XXX, 1928: 897—902. Response and adaptation of insects to external stimuli. *AnnEntSocAmer*, XXI, 1928: 407—417. Relation of hydrophilic colloids to winter hardiness. *ColloidsSymposMonChemCatalog*, V, 1928: 199—218. *Rocci*, U. Contrib. alla conosc. dei grassi degli insetti. *AttiSocLigustSciNatGeorg*, XXVI, 1915: 139—143. Contrib. à la connoiss. des graisses des insectes. *ArchItalBiol*, LXVI, 1916—1917: 53—56. *Rocques*, X. 1912 cm. § 57. *Roessig*, H. [Oenocyten der Cynipidenlarven]. *ZoolJahrb*, XX, 1904: 19—20. *Roessler*, E. A. *prelim. study of the nitrogen needs of growing Termopsis*. *UnivCalifPublZool*, XXXVI, 1932: 356—368. *Ronzoni*, E. and *Bishop*, G. Carbohydrate metabolism in the honey bee larva. *Trans4IntCongrEntlthaca*, 1929: 361—365. *Rostand*, J. Infl. de diverses conditions extérieures sur le Bombyx, etc. *BullSocEntFrance*, 1926: 151—153. *Roubaud*, E. 1913, 1932 cm. § 57. L'anhydrobiose réactivante dans le cycle évol. de la pyrale, etc. *CRAcadSciParis*, CLXXXVI, 1928: 792—793. L'anhydrobiose désertique, etc. *Ibid*, CXCVI, 1933: 1139—1142. Quelques données sur la biol. de *Schistocerca*, etc. Infl. de l'anhydrobiose, etc. *BullSocHistNatAfrNord*, XV, 1934: 138—444. *Rudolfs*, W. Some chem. information regarding the apple tree tent caterpillar. *NewJerseyAgrExpStaRep*, 1925: 376—377. Stud. on chem. changes during the life cycle of the tent caterpillar *Malacosoma*, etc. *JourNewYorkEntSoc*, XXXIV, 1926: 249—256, 319—330; XXXV, 1927: 219—229; XXXVII, 1929: 17—23; XL, 1932: 481—488. *Russo*, G. Le variat. dell'azoto, etc. nella larva del Bombice del gelso durante il digiuno. *AttiAccadGioenia*, XIII, 1922: 1—7. L'azoto nelle sue varie forme durante lo sviluppo del bombice del gelso. *Ibid*, XIII, 1922: 1—19. Contrib. alla conosc. degli Scolytidi, etc. *BollLabZoolPortici*, XIX, 1926: 103—260.

Sabrocky, C., *Larson*, I. and *Nabours*, R. Exper. with light upon reproduction, growth and diapause in grouse locusts, etc. *TransKansasAcadSci*, XXXVI, 1933: 298—300. *Sasaki*, T. Caractères biochim. des substances composant le corps du parasite vis-à-vis de celles de son hôte, etc. *KeijoJourMed*, III, 1932: 184—186, 354—359. *Sayle*, H. 1928 cm. § 57. Factors infl. the rate of metabolism of *Aeschna*, etc. *BiolBull*, LIV, 1928: 212—230. *Schaeffer*, C. Beitr. zur Histol. der Insekten; üb. Blutbildungsherde, etc. *ZoolJahrb*, III, 1889: 626—636. *Schall*, C. Undekan als Hauptbestandteil des flücht. Ameisenöls. *BerDeutChemGes*, XXV, 1893: 1489—1490. *Schipper*, A. Some eff. of hypertonic solutions upon devel. and oxygen consumption. *PhysiolZool*, XI, 1938: 40—53. *Schmidt*, H. Ueb. den Alterstod der Bienen. *MünchMedWoch*, LXIX, 1922: 610—611. *Schmidt-Nielsen*, S. und K. Das Verhalten der Drosophila auf deuteriumoxydhaltigem Nährboden. *KglNorskVidSelskForh*, IX, 1937: 28—30. *Schmieder*, R. *Observ. on the fat body in Hymenoptera*. *JourMorph*, XLV, 1928: 121—186. *Schneider*, R. 1888 cm. § 8. *Schnelle*, H. Ueb. den fein. Bau des Fettkörpers der Honigbiene. *ZoolAnz*, LVII, 1923: 172—179. *Schoenfeld*, E. 1897 cm. § 57. *Schroeder*, J. 1909 cm. § 8. *Schuch*, K. Ueb. den Einfl. der Feuchtigkeit auf das Eistadium des Maikäfers, etc. *ArbPhysAngEnt*, V, 1938: 220—225. *Schuebel*, K. 1912 cm. § 57. *Schulz*, F. Gesamtstoffwechsel der wirbellosen Tiere. *Oppenheimer, HandbBioch*, VII, 1927: 439—488. Zur Biol. des Mehlwurms *Tenebrio*, etc. *BiochZeit*, CCXXVII, 1930: 341—353. *Schulze*, P. 1927 cm. § 57. *Schumacher*, F. Ueb. merkwürdige Käferkokons. *DeutEntZeit*, 1921: 96—102. Ueb. einige Fälle von Kalkabscheidung bei Käfern. *Ibid*: 102—106. *Schwerdtfeger*, F.

Unters ub Dauer des Eistadiums, Wachstum und Stoffwechsel des Kiefernspanners *Bupalus*, etc *ZeitAngEnt*, XVI, 1930 513—526 *Sciaccchitano*, I *Ric chim sui Lepidotteri* *BollZoolTorino*, IV, 1933 179—186 *Sebess von Zillah*, G *Anabiot Dipteren ArchHydrobiol*, XXIII, 1931 310—329 *Seguin*, J *Ét sur les vers-a-soie, examen des dejections*, etc *CRAcadSciParis*, XLVIII, 1859 801—802 *Ét sur les vers-a-soie, examen des matieres liquides et solides*, etc *Ibid*, L, 1860 145—146 *Seitz*, A 1894 cm § 57 *Semichon*, L *La format des reserves dans le corps adipeux des Melliferes*, etc *BullMusParis*, X, 1905 555—557 *Rech morph et biol sur quelques Melliferes*, etc *BullSciFranceBelg*, XL, 1906 281—439 *Signific des reserves azotees du corps, adipeux*, etc *BullSocEntFrance*, 1913 435—436 *Les reserves albuminoïdes chez es adultes de Rhagonycha*, etc *BullSocZoolFrance*, LVII, 1927 310—311 *Les enclaves albuminoïdes*, etc *CRSocBiol*, IC, 1928 1058—1060 *Modif precoces des reserves avant la metamorphose*, etc *Ibid*, CVIII, 1931 1140—1141 *Sur un nouvel element contenu dans le corps adipeux*, etc *BullSocEntFrance*, XXXVIII, 1933 319—320 *Shelford*, V *The reaction of certain animals to gradients of evaporating power of air* *BiolBull*, XXV, 1913 79—120 *The importance of the measure of evaporation*, etc *JourEconEnt*, VII, 1914 229—233 *The use of atmometers to measure evaporation*, etc *Ibid* 249 *Shinji*, G *A contrib to the physiol of wing development in Aphids*, *BiolBull*, XXXV, 1918 95—116 *Shinoda*, O 1926 cm § 57 *On the biochemistry of the wild silk moth Dictyoploca*, etc *MemCollSciKyotoUniv*, A, IX, 1925 225—235 *Chem stud on the silk worm pupa*, etc *JourFishInstTokyo*, XXIII, 1928 114—118 *Shinoda*, O and *Kuhata*, M *Nutrit study on Dermestid Beetles* etc *JourBiochTokyo*, XVI, 1932 129—139 *Silberstein*, L 1934 cm § 8 *Slifer*, E *Insect development PhysiolZool*, III, 1930 503—518, V, 1932 448—456, *AnatRec*, XLIV, 1929 224, LI, 1931 26, *BiolZentr*, LII, 1932 223—229, *JourExpZool*, LXVII, 1934 137—157 *Snodgrass*, R 1933 cm § 57 *Speicher*, B *The eff of desiccation upon the growth and develop of the Mediterranean flour moth* *ProcPennsylvAcadSci*, V, 1931 79—82 *Speyer*, W. 1924 cm § 57 *Stabe*, H *The rate of growth of worker, drone and queen larva of the honey bee*, etc *JourEconEnt*, XXIII, 1930 447—453 *Spooner*, C 1927 cm § 57 *Stage*, H and *Yates*, W *Some observ on the amount of blood engorged by mosquitoes* *JourParas*, XXII, 1936 *Stanley*, W *The effect of temperature on vestigial wing in Drosophila*, etc *PhysiolZool*, IV, 1931 394—408 *Stern*, N 1931 cm § 57 *Steudall*, W *Beitr zur Kennt der Oenocyten von Ephesia*, etc *ZeitWissZool*, CII, 1912 136—168 *Stober*, W 1927 cm § 57 *Straus*, J 1911 cm § 57 *Strebel*, O. 1928 cm § 57 *Stuhlmann*, F 1907 cm § 57 *Subklew*, W *Physiol - exp Unters. an einigen Elateriden*, etc *ZeitMorphOekol*, XXVIII, 1934 184—228 *Suzuki*, B. and *Yokoyama*, Y *On the separation of glycerides, oil of silkworm pupa* *ProcImp-AcadTokyo*, IV, 1928 161—164

Takahashi, T *Distrib of aminoacids in the food stuffs for fish* *BullJapSoc-SciFish*, IV, 1936 301—302 *Takeushi*, T and *Inouye*, R 1909 cm § 57 *Tangl*, F *Beitr zur Energetik der Ontogenese ArchGesPhysiol*, CIII, 1903 327—376 *Zur Kennt der Stoff und Energieumsatzes holometab Insekten*, etc *Ibid*, CXXX, 1909 1—54 *Embr Entw und Metamorphose vom energet Standpunkte aus betrachtet*, *Ibid*, 1910 55—89 *Ueb die Gultigkeit des Rubnerschen Wachstumsgesetzes in verschiedenen Tierklassen BiochZeit*, LXXXIX, 1919 283—302 *Tangl*, F and *Farkas*, K *Beitr zur Energetik der Ontogenese ArchGesPhysiol*, CIV, 1904 *Tauchert*, F *Unters ub Atmung und Wasserdampfabgabe bei Insekten ZeitBiol*, LXXXVIII, 1929 377—381 *Weit Stoffwechselunters. an Insekten*, *Ibid*, LXXXIX, 1930 541—546 *Taylor*, I and *Crescitelli*, F *Glucose and water concentrations during pupal develop of Galleria*, etc *AnatRec*, LI, 1931 46 *Teissier*, G *Croissance pondérale et croissance lineaire chez les insectes CRSocBiol*, XCVIII, 1928 842—844 *Sur l'indépendance relative de la croissance et des mues*, etc *Ibid* 903—905 *Sur les dysharmonies de croissance etc* *Ibid*, IC, 1928 297—299 *Sur la croissance ponderale du squelette chitineux*, etc *Ibid* 299—300 *La perte de poids de Tenebrio molitor L lors de la mort par inanition*, etc *Ibid* 602—603 *Dysharmonies biochim dans la croissance larvaire de Te-*

nebrio, etc. Ibid, C, 1929: 1171—1173. (Croissance et conditions biochim.). Ibid, CIV, 1930: 859—860. Rech. morphol. et physiol. sur la croissance des insectes. TravStaBiol-Roscoff, IX, 1931: 27—238. Dysharmonies et discontinuités dans la croissance. ActSci-Industr, XCV, 1934: 1—39. Différence sexuelle dans la résistance à l'inanition, etc. CRSoc-Biol, CXV, 1934: 791—793. (Dyar's law). LivreJubiBouvier, 1936: 334—342. T e o d o r o, G. Sulla presenza del glutatione nell'embrione del Bombyx mori. BollZoolNapoli, II, 1931: 93—95; III, 1932: 129—131. Sulla presenza di una perossidasi nel Bombyx mori L. Boll-StaSperAscoliPiceno, XI, 1932: 199—205. T e r r o i n e, E., H a t t e r e r, C. et R o e h r i n g, P. Les acides gras des phosphatides chez les animaux poikilothermes, etc. BullSocChimBiol, XII, 1930: 682—702. T h e o d o r, O. (Water relations in Phlebotomus). BullEntRes, XXVII, 1936: 653—671. T h o m p s o n, V. and B o d i n e, J. Oxygen consumption and rates of grasshopper eggs. PhysiolZool, IX, 1936: 455—470. T i m o n - D a v i d, J. Sur quelques huiles d'insectes. CRSocBiol, XCVI, 1927: 1225—1227. Sur l'élabor. synthét. des corps gras chez les larves xylophages. Ibid, XCVII, 1927: 586—588. Sur les variat. des graisses de réserve pendant l'évolution, etc. Ibid, IC, 1928: 1799—1800. Contrib. à la conaiss. d'insectes: le beurre de pucerons, etc. CRAcadSciParis, CLXXXVI, 1928: 104—106. Contrib. à l'ét. de la constt. chim. et du métabolisme des corps gras, etc. BullSocChimBiol, X, 1928: 784—795. Action du brome sur les huiles d'insectes. CRAcadSciParis, CLXXXVIII, 1929: 1122—1124. Rech. sur les matières grasses, etc. AnnFacSciMarseille, IV, 1930: 25—207. Contrib. à l'ét. de la spécificité biochim. des parasites. CRSocBiol, CVI, 1931: 829—831. T i m o n - D a v i d, J. et G o u z o n, B. Sur la biochimie des Aphides, etc. Ibid, CXX, 1935: 164—166. T i r e l l, M. Contrib. allo stud. dell'azoto ammidico nelle uova di Bombyx mori. ArchFarmSper, XXVI, 1927: 115—128. Contrib. alla fisiol. dell'uovo negli insetti. BollStazBachGels, VI, 6, 1927: 209—222. Fisiol. degli insetti; la viscosità delle uova, etc. AnnTecnAgr, I, 1929. Fisiol. degli insetti; fenomeni chim.-fisici nell'uovo, etc. AttiAccadSciNuoviLincei, LXXXII, 1929: 123—137. Mutamento irreversibile nella viscosità delle uova di Bombyx, etc. Atti-AccadLincei, (6), XI, 1930: 80—86. Aumenta di viscosità del succo delle uova di Bombyx, etc. ZeitVerglPhysiol, XIV, 1931: 737—741. Il comportamento del glicogeno durante lo svil. embr. del Bombyx, etc. Ibid, XV, 1931: 148—158. T i s e k, M. Beitr. zum Stud. der Protoplasmahysteresis, etc. ArchEntwMech, CXII, 1927: 255—257. T i t s c h a c k, E. 1922, 1930 cm. § 57. Beitr. zu einer Monogr. der Kleidermotte Tineola, etc. ZeitTechnBiol, X, 1922: 1—168. Unters. üb. das Wachstum, den Nahrungsverbrauch und die Eierzeugung. ZeitWissZool, CXXVIII, 1924: 431—487; CXXVIII, 1926: 509—569; ZeitMorphOekol, XVII, 1930: 471—551. Zur Klärung des Wachstums, des Nahrungsverbrauch und der Eiproduktion bei Insekten. ForschFortschr, VI, 1930: 422—423. T o r r e B u e n o, J. The growth of insect eggs after oviposition. BullBrooklynEntSoc, XV, 1920: 24. T o u m a n o f f, K. Sur le rapport entre la format. du pigment vert figuré et la nutrition chez Dixippus, etc. CRSocBiol, XCVI, 1927: 1392—1393. Le rapport entre la pigmentation et l'alimentation chez Dixippus, etc. Ibid, XCVIII, 1928: 198—200. T r a g e r, W. The utilisation of solutions by mosquito larvae. BiolBull, LXXI, 1936: 343—352. T r o u v e l o t, L. The American silkworm. AmerNatur, I, 1867: 30—38, 85—94, 145—149. T s u j i m o t o, M. (Lipoids in the silk worm pupa). ChemRevFettHarzInd, XV, 1908: 68.

U b b e l o h d e. Chemie, Analyse, Gewinnung der Öle, Fette und Wachse. II, 1908. U n g e r, F. Beitr. zur Physiol. der Pflanzen. SitzBerAkadWissWien, XXV, 1857: 441—470. U r e c h, F. 1890, 1896, 1898 cm. § 57.

V a n d e l, A. La production d'intercastes chez la fourmi Pheidole, etc. BullBiol LXIV, 1930: 457—494. V a n e y, C. et M a i g n o n, E. Variat. subies par la glycose, le glycogène, la graisse et les albumines solubles au cours des métamorphoses, etc. CRAcadSciParis, CXL, 1905: 1192—1195, 1280—1283, 1428. Contrib. à l'ét. physiol. des métamorphoses, etc. LabÉtSoieLyon, XII, 1906: 13—73. Infl. de la sexualité sur la nutrit. du Bombyx mori, etc. CRAssFrançAvancSci, XXXV, 1907: 465—469. V a t e r n a h m, T. 1924 cm. § 57. V e j d o v s k y, F. Quelq. remarques sur la struct. et le développ. des cellules adipeuses et des oenocytes pendant la nymphose, etc. Cellule, XXXV, 1925: 61—103.

Verson, E. 1884 cm. § 8. Beitr. zur Oenocytenlitteratur. ZoolAnz, XXIII, 1909: 657—661. Zur Kennt. der Drüsenzellen sog. innerer Sekretion, etc. Ibid, XXXVIII, 1911: 295—301. Verson, E. e Bisson, E. (Oenocyten bei Bombyx). BollSocEntItal XXIII, 1891: 3—20, ZoolAnz, XXII, 1900: 657—661. Vogel, R. 1915 cm. § 57. Voinov, D. 1898 cm. § 57.

Wada, S. Ueb. die chem. Zusammensetzung der Puppe des Seidenspinners. ActaScholMedKyoto, XIII, 1931: 201—210. Wadley, F. Factors affecting the proportion of alate and apterous forms of Aphids. AnnEntSocAmer, XVI, 1923: 279—303. Waitzinger, L. Eff. of various illuminations upon the silkworm, etc. LingnanSciJour, XII, 1933: 349—365, 507—640, Suppl: 165—172. Weidlung, K. Die Beeinfl. von Eiröhrenzahl und-grösse durch Hunger, etc. ZeitAngEnt, XIV, 1928: 69—85. Weiland, E. 1909 cm. § 57. Ueb. die Stoffumsetzungen während der Metamorphose der Fleischfliege Calliphora, etc. ZeitBiol, XLVII, 1906: 186—281. Ueb. die Ausscheidung von Ammoniak durch die Larven von Calliphora, etc. Ibid: 232—250. Ueb. den anaeroben, anoxybiot. Abschnitt der intermediären chem. Prozesse in den Puppen von Calliphora. Ibid, XLVIII, 1906: 87—140; LI, 1908: 197. Das Verhalten des Petrolätherextraktes im Puppenbrei. Ibid, IL, 1907: 351. Weit. Beob. an Calliphora, etc. Ibid; 486—493. Ueb. die Verhält. der Kohlenhydrate im Brei der Puppen und Larven. Ibid: 421. Ueb. die Bildung von Fett aus eiweissartiger Substanz im Brei der Calliphoralarven. Ibid, LI, 1908: 197—208. Weit. Beob. üb. das Verhalten des Fettes im Presssaft der Larven und Puppen, etc. Ibid, LII, 1909: 430—440. Ueb. die Periodizität des Fettbildungsprozesses im Larvenbrei. Ibid: 441—453. Ueb. die Zersetzung von Fett durch Calliphoralarven. Ibid: 454—467. Ueb. das Verhältnis von Blut und Gewebe der Calliphoralarven. Ibid: 468—478. Chem. Beob. an der Fliege Calliphora. BiolZentr, XXIX, 1909: 564—577. Der Stoffwechsel der Wirbellosen. OppenheimerHandbBioch, IV, 1910: 496—528. Weiss, G. Sur cert. conditions de mort et de survie chez les abeilles, etc. CRSocBiol, CV, 1930: 571—573. Weiss, H. 1914, 1920, 1922, 1924, 1925 cm. § 15. Weissenberg, R. Ueb. die Oenocyten von Tormus, etc. ZoolJahrb, XXIII, 1907: 231—268. Welch, P. 1928 cm. § 57. Welsch, A. Ueb. das Vorkom. und die Verbreit. der Sterine in Tier und Pflanzenreich. Offenbach, 1909. Wendt, Mineralstoffwechsel. OppenheimerHandbBioch, VIII, 1925. Weyer, F. Cytol. Unters. am Gehirn alternder Bienen, etc. ZeitZellf, XIV, 1931: 1—54. Wielowiejski, H. Ueb. den Fettkörper von Corethra, etc. ZoolAnz, VI, 1883: 318—322. Ueb. das Blutgewebe der Insekten. ZeitWissZool, XLIII, 1886: 512—536. Wigglesworth, V. Eff. of desiccation on the bed-bug, etc. Nature, CXXVII, 1931: 307—308; ProcEntSocLondon, VI, 1931: 25—26. (Anal papillae in mosquito larvae). JourExpBiol, X. 1933: 1—37. Wigglesworth, V. and Gillett, J. (Loss of water at moulting in Rhodnius). ProcRoyEntSocLondon, A, XI, 1936: 104—107. Wilke, E. 1921 cm. § 57. Wilkus, E. Exp. on the infl. of food-intervals upon the development of cockroach. CRSocSciVarsovie, XXX, 1937: 147—160. Einige Vers. üb. den Einfl. intermittier. Fütterung auf die Entwicklung und das Wachstum der Schabenlarven. XXVI, 1938: 96—101. Willers, W. (Oenocyten bei der Häutung). ZeitWissZool, CXVI, 1916: 43—74. Williams, M. (Catalase during embryonic development). PhysiolZool, IX, 1936: 231—239. Wodsdalek, J. Life history and habits of Trogoderma, etc. AnnEntSocAmer, V, 1912. Five years of starvation of larvae. Science, XLVI, 1917: 366. (Inanition). AnatRec, XX, 1921: 222. Wolcott, G. 1925 cm. § 57. On the amount of food eaten by insects. JourDepAgrPortoRico, IX, 1925: 47—58. Woodhill, A. Salinity tolerance and pH range of Culex, etc. ProcLinnSocNew-SouthWales, LXIII, 1938: 273—281. Woodworth, C. Winged Aphids. EntNews, XIX, 1908: 122—123. Wuelker, G. 1927 cm. § 57.

Yamakawa, I. Carbohydrate formation from fat on the metamorphosis of the silkworm. JapMedLiter, IV, 1919: 35. Yamamura, Y. 1935 cm. § 8. Yamanoiti, T. Koprometrie zur Wachstumsmessung, etc. AnzAkadWissWien, 1932: 129—130. BiolGen, XII, 1936: 143—152. Wachstumsmessungen an Sphodromantis, etc. AnzAkadWissWien, 1933: 1—2. BiolGen, XII, 1936: 126—142. Yokoyama, T. (Glycogen in the fat body). BullSericExpStaTokyo, VIII, 1934: 539—550. Yonge, C. 1925

см. § 57. Yuill, J. and Oraig, R. The nutrition of flesh fly larvae *Lucilia*, etc. *JourExpZool*, LXXV, 1937: 169—178.

Zabinski, J. 1926, 1928, 1929 см. § 57. Zakolska, Z. Rech. histochim. sur le tissu adipeux des larves et des nymphes de *Tenebrio*, etc. *Kosmos*, LIII, 1929: 779—797. Zavel, J. Unters. ub. den Einfl. einiger Organextrakte auf Wachstum und Entwickl. der Chironomiden. *ArchEntwMech*, CXXI, 1930: 770—799. (Oenocyten der Chironomiden). *ProblFacSciMasaryk*, 1935: 18. Sur les oenocytes et les glandes de *Verson*. CRXII, *CongrIntZool*. I. 1936: 349—354. Zieger, R. 1915 см. § 57 Zotta, G. et Jonescu, C. Sur l'inversion de la formule leucocytaire dans l'inanition. *ArchRoum-PathExpMicrobiol*, II, 1929: 275—290.

УКАЗАТЕЛЬ ТЕРМИНОВ

- Автокопрофагия 281, 283
Автотрофность 31
Агглютинин 78, 234
Адицолейкоциты 196
Адиопоциты 342
Азотистое равновесие 321
Активаторы ферментов 117
Алексин 234
Альбуминоиды 319
Альбумины 319
Амбоцептор 237
Амброзия 39
Амебоциты 194
Аминдалаза 104
Амилаза 101
Аминокислоты 319
 » заменяемые 320
 » кислые 319
 » нейтральные 319
 » необходимые 320
 » основные 319
Аминопептидазы 94
Анаболизм 19, 260
Анаболический синтез 260
Анадомия 37
Анафилаксия 239
Ангидризация 17
Ангидрирование белка 321
Ангидрибоз 295
Антигены 185
Антикоагулин 77
Антитоксины 234
Антитромбоз 77
Арбутаза 105
Ассимиляция 31, 32, 200, 266
Атроцитоз 231
Афагия 31, 51, 269

Бабочки 24, 25, 51, 76, 136, 173, 197, 307
Белки 18
Белки опорные 319
 » сложные 319
 » фиксированные 322

Белки циркулирующие 322
Бертоллиды 17
Биодериваты 18, 261
Биологический нуль температуры 268
Биофагия 37
Блохи 100, 133, 146, 205
Бомбицистерол 313
Бор 28
Боярышница 230
Бражник 146
 » молочайный 119, 178, 186, 187, 229, 306, 322
 » сиреневый 294
 » сосновый 178

Веснянки 90
Витадериваты 18
Витамины 33
Вода 286
 » коллоидная 286
 » кристаллизационная 286
 » метаболическая 286, 290
 » пленочная 286
 » протоплазматическая 286

Всасывание 31
Всеядность 37, 38

Гализатонические животные 181
Гексоксидазы 101
Геликаза 105
Гематокупренн 211
Гемокродин 211
Гемоксантин 211
Гемолизины 77
Гемолимфа 173
Гемопразин 211
Гемостеатическая ткань 341
Гемофагия 41
Гемофеин 211
Гемоциты 173
 » железистые 195
 » моруловидные 197
 » несвободные 193

- Гемоциты седентарные 193
 * со сферами 196
 * транспортные 195
 Гемохлорин 405
 Гетеротрофность 31
 Гигрорегуляция 301
 Гидратация белка 321
 Гидрогенные элементы 21
 Гидрокластическое действие плазмы 17
 Гидролазы 66
 Гидролиз 66
 Гидроль 302
 Гипергамез 34, 136
 Гликоген 329
 Гликогеназа 101
 Глобулины 319
 Глюкозиды 327
 Глюкопротеиды 319
 Глюциды 18
 Гомоосмотические животные 181
 Гороховая зерновка 46
 Гуморальный фактор 202

 Двукрылые 59, 60, 75, 125, 132, 133, 146, 279
 Дегидратация тела 292
 Декстриназа 104
 Десмолазы 67
 Десмолиз 66
 Дефекация 150
 Дигидроль 302
 Динамогенные вещества 260
 Дипептидаза 94
 Диссимилиация 19, 31, 32, 260
 Долгоносик бобовый 273
 * хлопковый 273
 Допаоксидаза 224
 Дробление пищи 59

 Железы аллотрофические 78
 * головные 58
 * ректальные 131
 * ротовой полости 75
 Желудок сосательный 66
 Желудочек мышечный 89
 Желудочный овод 330
 Желудочный сок 68, 93
 Желчеобразные выделения 124
 Жигалка 149
 Жиробелковые включения 345
 Жировое тело 341
 Жировой имагинальный слой 342
 * перикардиальный слой 342
 Жиры 311
 Жуелицы 96

 Жук колорадский 288
 Жук-носорог 132, 200, 230, 235
 Жуки 24, 25, 114, 115, 122, 197, 205
 * листоеды 285
 * навозники 35
 * усачи 51
 * хлебные 276

 Защитные тела крови 202
 Златогузки 96
 Зоомонофагия 37
 Зоонэртрин 213
 Зоополифагия 38
 Зоосапрофагия 37

 Идиотонические животные 181
 Иминокислоты 319, 320
 Иммунные тела крови 202
 Инвертаза 102
 Интегритет 43
 Инулоза 101
 Инъекторы 83

 Камиядазы 94
 Кантаридин 337
 Капустница 69, 96, 119, 178, 180, 205, 230, 238
 Карбогидраза 101
 Карбоксиполипептидазы 94
 Кариокинетоз 236
 Кариолиты 201
 Катаболизм 113
 Катадомия 37
 Катепсиназа 94
 Кверцитраза 105
 Кератаза 98
 Киназы 117
 Кишка задняя 58
 * передняя 58
 * средняя 58
 Кишечник 58
 Кишечник задний отдел 58
 * передний отдел 58
 * средний отдел 58
 Клетки бокаловидные 113
 * жирового тела 201
 * жировые 342
 * каликоцитов 113
 * лизигенные 201
 * мочевые 342
 * мукоидные 114
 * слизистые 114
 * сферические 113
 * сферулоидные 194
 * цилиндрические 113

- Клоп постельный 62, 78, 294
 Клопы кровососы 266
 Коагулин 77
 Комары 59, 75, 77, 78, 120, 129, 130, 146, 180
 Комплемент 234
 Конифераза 105
 Копрофагия 37, 281, 282
 Короеды 21, 35
 Коэффициент изнашивания 321
 Крапивницы 69, 124, 178, 207
 Красный пигмент ванесс 215
 Кривые диссоциации гемоглобина 208
 » насыщения гемоглобина 208
 Крипты 129
 Кроветворная ткань 341
 Кровососы 41
 Кровяная пыль 201
 Ксантофилл 212
 Ксенофагия 37
 Ксиланаза 102, 106
 Кузнечиковые 117
 Кукурузный мотылек 288, 289, 235, 237

Лактаза 102
Лейкоциты веретеновидные 195
 » гранулярные 194
 » зернистые 195
 » настоящие 194
 » простые 195
 » хромофильные 195, 196
Лецитин 311
Липаза 109
Липарциты 342
Лимфоциты 194
Липиды 18, 311
Липонды 311
Липомикроны 187
Липохрины 212
Липохромы 207, 212
Листовертка дубовая 189
Лихеназа 106
Луговой мотылек 45, 267, 268, 272, 314

Майский жук 102, 231, 263
Макронуклеотиды 195, 196
Макроэлементы 22
Мароккская кобылка 264
Маточное молоко 34
Медведка 128
Мезолимфоциты 194
Меланины 225, 226
Меланоген 225
Меланоз 207, 220
Меродомия 37

Мертвоеды 96
Метаболизм 18, 19
Метадомия 37
Метахлорофилл 212
Метизотонические животные 181
Микронуклеотиды 195, 196
Микрофаги 40, 59
Микроэлементы 22
Миогематин 210
Миоглюкозидаза 102
Миоциты 201
Мирозин 102
Многоядность 37
Монашенка 45
Моногидроль 302
Моносахариды 327
Монофагия 37
Москиты 65
Муравьи 78, 86, 105, 127, 265, 285
Муравьиный лев 150
Муциген 114
Мухи 76, 77, 85, 126, 136, 173, 200, 272, 328, 334
Муха домашняя 27, 28, 103, 143, 208, 209, 263
 » це-це 95
Мучной червь 96
Навозники 96
Некрофагия 37
Нуклеоальбумины 319
Нуклеопротеиды 319

Обмен биогеохимический 20
 » веществ 19
 » газовый 19
 » производственный 19
 » созидательный 19
Одноядность 37
Озиды 327
Озы 327
Оксидазы 67
Олигосахариды 327
Олигофагия 37
Опорные химические структуры 17
Опсонины 234
Органогенные вещества 21
Органооксены 37
Органы промежуточного обмена 172
Осы 78, 86, 127

Палочники 125
Пантофагия 37, 38
Паразиты 41
Парентеральное питание 136
Переопыляемые 59, 146, 173, 279

- Пептидазы 68, 94
 Перспирация 292
 Пилизидики 224
 Пилорический сфинктер 131
 Питательная слюна 34
 Питательные вещества вспомогательные 37
 Питательные вещества дополнительные 37
 Пищеварение 31, 57
 » внеклеточное 133
 » внутриклеточное 137
 » полостное 57
 Пищеварительный процесс 57
 Пищевод 74
 Пищевой коэффициент 266
 Пищевые вещества 32
 » » добавочные 33
 » » органические 33
 » » пластические 33
 » » энергетические 33
 Плазма 173
 Пластические вещества 260
 Плеторизм 345
 Поденки 125
 Подсолнечниковая моль 46
 Полиозиды 327
 Полисахариды 327
 Полифагия 37, 38
 Полостной внеклеточный тип питания 137
 Полужесткокрылые 59, 183
 Проктодеальное питание 283
 Пролейкоциты 194, 196
 Промежуточный обмен 172
 Протеазы 68, 94
 Протеиды 319
 Протеины 319
 Протиды 18
 Протоген 208
 Протоплазма 18
 Прус 104, 107, 110, 196, 197
 Прямокрылые 72, 96, 114, 115, 125, 175, 197, 202
 Пухоеды 48
 Пчела (домашняя) 13, 23, 25—28, 34, 62, 74, 75, 78, 83, 84, 91, 95, 97, 102, 103, 110, 116, 120, 122, 125, 126, 128, 131, 141, 143, 145, 150, 173, 175, 178—180, 184, 187, 188, 191, 263, 266, 274, 276, 279, 289, 305, 322, 327, 338, 339, 341
 Рабдорий 92
 Рафиназа 104
 Реакция Манойлова 218
 » на внешнее раздражение 16
 Регуляция пищеварительного процесса 120
 Респирация 292
 Ретикулоэндотелиальный аппарат 193
 Родофаны 215
 Ручейники 72, 175
 Саликаза 105
 Сапрофагия 37
 Саранча 45, 95, 104, 107, 110, 145, 149, 312
 » азиатская 69,
 Саранчевые 23, 26, 106, 117, 125, 129
 Сарколиты 201
 Саркофагия 37
 Саркоциты 201
 Сахароза 102
 Сахарификация жиров 319
 Сверчки 145
 Секреция голокринная 115
 » мерокринная 115
 » морфокинетическая 115
 » морфостатическая 115
 Сеноеды 109
 Сенсибилизация фагоцитов 204
 Серициназа 83
 Сетчатокрылые 197
 Слепни 65
 Слюнные насосы 83
 Совка-гамма 267
 Совка капустная 267
 Сосущие насекомые 285
 Сосущий тип рта 62
 Стеатоциты 201
 Стоматодеальная железа 34
 Стрекозы 96, 125, 274
 Субстрат жизни 18
 Сукцифаги 50
 Сульфатаза 111
 Сфероциты 196
 Танназа 111
 Таракан 76, 115, 122, 130, 131, 136, 141, 145, 146, 193, 271, 305, 328, 340,
 » прусок 26—29, 72, 76, 175, 178
 » черный 85, 90, 95, 117, 147, 192
 Терациты 196
 Термиты 78, 86, 98, 106, 109, 128, 130, 270, 285
 Тиоглюкозидаза 105
 Тирозиназа 221
 Тли 63, 76, 77, 86, 102, 118, 196, 205
 Трансфузия 241

- Трегалаза 104
 Трипсиназы 94
 Триптазы 94
 » активные 94
 » неактивные 94
 Тринитическая протеиназа 94
 Тромбаза 77, 100
 Трофаллакис 78
 Трофоциты 342

 Ультрамикрорезультаты 22
 Уранидины 220
 Усвоение 260
 Уховертка 125

 Фаголиз 202
 Фагоцитарная ткань 200
 Фагоцитарные органы 193
 Фагоцитоз 137, 201, 231
 Фагоциты 194, 195
 Ферменты 76
 » белковые 186
 » биокаталитические 16
 » гидролитические 262
 » десмолитические 262
 » клеточные 262
 » окислительно-восстановитель-
 ные 262
 » окислительные 113
 » протеолитические 94
 » тканевые 262
 Фильтровальные камеры 147
 Фитомонофагия 39, 41
 Фитополифагия 38
 Фитофагия 37, 38
 Флавоны 214
 Флоридиназа 105
 Формизим 263
 Фосфатаза 111
 Фосфатиды 311
 Функция гемодитов 206

 Хитин 336
 Хлорофаны 215
 Хлорофиллаза 111
 Хлорофиллоиды 207, 208
 Холестерол 311

 Холофагия 37
 Хромопротейны 207

 Целлюлярный фактор 202
 Целлюлоза 102, 107
 Цераза 111
 Церодесциты 338
 Цикады 63
 Цитогенные органы (ткани) 199
 Цитохром 210

 Червецы 107
 Чешуекрылые 65, 66, 75, 107, 279, 306,
 335

 Шелкопряд айлантовый 45
 » напарный 236, 263
 » 272
 » сосновый 263, 379
 » тутовый 24—26, 69, 72, 83,
 85, 95, 102—104, 107, 122, 130, 141,
 149, 173, 175, 177, 184, 186—188, 189,
 227, 233, 265, 269, 272, 277, 278, 280,
 284, 288, 303, 305, 306, 315, 322—325,
 328, 330, 334, 338, 343
 Шмель 126, 274, 323

 Эйентеральное питание 57
 Эйфагия 37
 Экзогенное питание 273
 Экзоферменты 68, 117
 Эккринофагия 37
 Экскреция 31, 32
 Элементы необходимые 302
 » облигатные 308
 » чистые 22
 Эндоферменты 68, 117
 Энергические вещества 260
 » резервы 18
 Энзимы 66
 Эноцитиды 195, 196, 201
 Эноциты 194, 342, 343
 Энтерокиназа 94
 Эрпентазы 94
 Эритрокруорин 208
 Эскулаза 104, 105

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ ТЕРМИНОВ

- Aceratagallia* 78
Acherontia 189
 » *atropos* 267
Achroea 110, 114, 130, 378
 » *grisella* 111
Acilius 133
 » *sulcatus* 181, 182
Acridium 115
Acronycta rumicis 46, 207
Actias 403
Aedes 37, 65, 77, 100, 182, 183, 226, 308
 » *aegypti* 122, 183, 308, 345
 » *argenteus* 59
 » *detritus* 182
Aeschna 125, 133, 141, 184, 196, 276, 308
 » *grandis* 207, 215
Agabus bipustulatus 182
 » *punctatus* 182
Agelastica alni 23
Agrion 227
Agrionidae 209
Agriotes lineatus 287
Agromyzidae 135
Agrotis 235, 268
 » *segetum* 175, 216, 233, 335
 » *upsilon* 175
Aleurodidae 77, 148
Alypia 293
Amblycera 48
Amphidasys betularius 218
Anabolia 175
Anilastus ebeninus 205
Anisoplia austriaca 190
Anisoptera 307
Angitia 204, 205
Anobium 106, 291
Anopheles 37, 48, 49, 59, 63, 65, 77, 78, 83, 93, 122, 126, 142, 146, 149, 150, 266, 274, 278, 293, 326, 345
 » *bifurcatus* 77
 » *culicifacies* 290
 » *clutus* 182
Anopheles fuliginosus 290
 » *maculipennis* 77, 100, 147, 182, 267
 » *messeae* 180
 » *minimus flavirostris* 308
 » *subpictus* 290
 » *superpictus* 182
Anthonomus grandis 43, 290
Anthophora 371
 » *retusa* 278
Anthrenus 69, 95, 98, 109, 128, 130, 291
 » *fasciatus* 98
 » *muscorum* 99, 317
Anthribidae 44
Anthrocera 174
Apanteles 204, 241
 » *glomeratus* 205
Apate capucina 60
Aphantopus 27
Aphis 78, 116, 128, 282
 » *fabae* 23
 » *padis* 282
 » *rumicis* 45
Aphomia 110
Aphrophora 77, 102, 282
 » *sputaria* 282
Apis 371
 » *mellifera* 71, 270
Apterygota 75, 375
Arctia 175, 222
 » *carya* 27, 207, 222, 268, 272
 » *villica* 27
Arge 215
Argynnis 186
Arthropoda 70, 92, 380
Asilus 63
Attacus 186
Auchmeromyia 78

Bacillus rossi 212
Baetis 378
Balaninus dentipes 314

- Banchus exetastes* 204
Belonogaster 135
Belostoma 93, 303, 322
Blaps 25, 27
 » *mortisaga* 207
Blattella germanica 71
Blepharoceridae 308
Blitophaga 122
 » *atrata* 136
Bombus terrestris 270, 309
Bombyx 69, 371
 » *mori* 71, 73, 185, 212, 216, 270, 278, 296, 311, 329
Bostrychidae 39, 44, 60
Bothynoderes 267
Braconidae 137
Brotomia meticulosa 211
Bruchidae 44
Bruchus 41, 46
 » *quadrimaculatus* 335
 » *obtectus* 293
Buprestidae 299

Caenis horaria 389
Calandra 25—27, 60, 287
 » *granaria* 45, 269, 270
 » *oryzae* 290
Callidium 60, 145, 147, 324
 » *sanguineum* 284, 291
Callimorpha 47
Calliphora 50, 59, 65, 69, 72, 85, 93, 95,
 » 101—104, 116, 122, 124, 126,
 » 128, 130, 136, 144, 189, 229,
 » 233, 241, 273, 316, 317, 325,
 » 326, 328, 329, 331, 340
 » *erythrocephala* 47, 190, 306
 » *vomitaria* 36, 267
Calliptamus italicus 45, 71, 73, 175
Calosoma 135
Calotermes 85, 95, 102, 104, 107, 131, 141, 144, 339
Camponotus 86, 143, 227
 » *gigas* 406
Cantharididae 24, 25, 97, 312
Cantharis 69, 313
Carabidae 117, 122, 131
Carabus 18, 61, 95—97, 102, 103, 110, 133, 135, 143, 148, 195, 278
Carabus auratus 27
 » *morbillosus* 271
 » *nemorialis* 44, 270
Carausius 41
Carpocapsa pomonella 263
Cecidomyia 39, 193, 204
Celerio elpenor 44

Cemiosoma 107
Centrotus 282
Cerambycidae 41, 60
Cerambyx cerdo 107
Cerapterus quadrimaculatus 28
Ceratitis capitata 43
Cercopidae 148
Cetonia 28, 132, 286
 » *aurata* 270
Cicada septendecim 51
Cicadellidae 377
Cicindelidae 135
Cimbex 92, 215
Cimex 142, 147
 » *lectularis* 270
Chaetoptera 175
Chermes 41
Chironomidae 193, 200, 209—211, 305
Chironomus 25—28, 71, 116, 118, 126,
 » 179, 183, 193, 210, 211, 303
 » *plumosus* 28, 92, 181, 193,
 » 207, 210
 » *tentans* 307, 322
 » *thummi* 183, 210, 333
Chloë 405
Chorizagrotis auxiliaris 289
Chorthippus 28
 » *albomarginatus* 264, 373, 378,
 » 398, 399
 » *apricarius* 264
 » *parallelus*
Chortophaga 292, 297
 » *viridifasciata* 187, 270, 314
Chortophila 296
Chrysochraon 195
Chrysomelidae 213
Chrysomyia 34, 36
Chrysopa 116, 122, 124, 134
Clinotanytus 210
Clysia ambiguella 70, 73
Clytus 145, 147
Coccidae 148
Coccinella 28, 97, 105, 124, 213, 228
 » *septempunctata* 197, 214, 215
Coccinellidae 173, 192, 213
Colias 186
 » *philodice* 219
Collembola 130, 293
Colpocephalum 98
Colymbetes 133
Concephalus brevipennis 175
Copris 145
 » *hispanus* 269
Coprotermes 407
Cordulia metallica 215

- Corethra* 59, 74, 76, 85, 97, 141, 193
 * *plumicornis* 303, 307
 * *punctipennis* 322
Corixa 303, 308, 322
Corymbites tessellatus 287
Cossus 26, 47, 76, 107, 131, 180, 185, 186, 222, 227, 236, 271, 312
 * *cossus* 182, 190, 278, 324
Cotalpa 293
Cotinis nitida 175
Cryptochaetum 135, 137
Culex 37, 63, 77, 93, 100, 126, 131, 141, 150, 180, 182, 183, 227, 278, 308, 315, 343, 345
Culex fatigans 290, 294, 308
 * *pipiens* 77, 235, 316
 * *pipiens* 77, 235, 316
 * *quinquefasciatus* 122
Culicidae 63
Cybister 133
 * *laterimarginalis* 179
Cyllene robiniae 289, 290
Cymatopterus fuscus 182
 * *striatus* 181
Cymatophora or 224

Danais 44
Dasyhelea 293
Dasymutilla bioculata 273
Datana ministra 175
Decticus 84, 96, 131, 195
 * *albifrons* 179
Deilephila 44, 116, 143, 179, 186, 189, 223, 274, 315, 337
 * *elpenor* 207
 * *euphorbiae* 114, 175, 207, 212, 218, 219, 241, 268, 270, 275, 303
 * *vespertilio* 225
Dendroides 108
Dendrolimus pini 27, 103, 105
Dermestes 36, 69, 98, 114, 130, 315, 378
 * *vulpinus* 36, 60
Desmometopa 40
Diabrotia duodecimlineata 175
Dibrachys boucheanus 230
Dicranura 83, 122, 135
 * *vinula* 24, 191, 207, 216
Dictyoploca 115
Dilina tiliae 216, 218
Dissosteira carolina 71, 175
Dixippus 102, 106, 107, 128, 131, 195, 212, 230, 238, 281
 * *morosus* 47, 70, 212, 264, 270
Doclostaurus maroccanus 73
Drepanosiphum platanoides 282

Drosophila 35—37, 40, 49, 185, 272, 273, 290, 293, 302, 304, 308, 309, 327, 335
 * *melanogaster* 235, 269, 270, 326,
 * *funebis* 235
 * *replata* 47
Dynastidae 406
Dytiscidae 117, 128, 205
Dytiscus 61, 84, 90, 91, 95, 97, 102—104, 110, 122, 129, 132—134, 145, 148, 174, 176, 177, 179, 180, 184, 186, 189, 190—192, 195—197, 204, 227, 274, 278, 343
 * *circumcinctus* 179, 181
 * *latissimus* 179
 * *lineatus* 182
 * *marginalis* 26, 122, 179, 182, 207, 313, 401

Eciton 324
Empoasca 63, 78
Ephemera 180, 227
Ephestia 291, 299, 300
 * *elutella* 46
 * *kuhniella* 297, 397
Ephydra 182
Epilachna indica 129
Epipyropidae 110
Epithrix 45
Ergates faber 311, 312, 314, 315
Eristalis 126, 127, 270, 308
Euchenopa 282
Euchirus 406
Euctoptolophus sordidus 187
Eudaemonia 403
Eulimneria 205
Euploea 44
Euprepia pudia 191, 207
Euproctis 69, 104
Eupteryx 78
Eurygaster integriceps 45
Eutanytarsus 210
Eutermes monoceros 39, 285
Eutettix 63, 78
 * *tenellus* 36
Euxoa segetum 73

Forficula 104, 107
 * *auricularia* 112
Formica fusca 270
 * *rufa* 23, 27, 282, 307
 * *exsectoides* 287

Gaberuca ulmi 213
 * *lineola* 197

- Galerucella* 116
 » *nymphaeae* 382
 » *tanacetii* 197
Galleria 35, 70, 95, 102, 104, 110, 144, 276, 283, 284, 291, 314
 » *mellonella* 97, 110, 175, 229,
Gastrimargus 296
Gartroidea 41, 267
 » *viridula* 43, 46
Gastrophilus 77, 78, 95, 102, 110, 196, 209, 227, 311, 328, 330, 331
 » *equi* 122, 209, 263, 318
Gastrophysa viridula 73
Geotrupes 35, 40, 95, 102, 104, 110, 122, 145, 274, 315
 » *silvaticus* 122
 » *stercorarius* 270, 274
Glossina 34, 65, 71, 78, 93, 96, 100, 102, 116, 122, 124, 126, 128, 129, 131, 146, 209, 266
 » *palpalis* 271
 » *submorsitans* 72
 » *swynnertoni* 48
Glyptatendipes 210
Gnaptor 95, 97, 103, 105, 110, 119, 132, 263
Gomphocerus sibiricus 264
 » *variegatus* 264
Gonepteryx 42
Gossyparia 283
Gryllotalpa 76, 91, 103, 127, 191
 » *vulgaris* 207, 230
Gryllus 76, 192, 198
 » *assinulis* 197
 » *campestris* 149, 270, 275
 » *lectuosus* 175
Gyrinidae 303
Gyrinus marinus 182
 » *natator* 27
Habrobracon 296
Haemotopota 65
Halipidae 39
Halobates 182
Halica 41
Harpalus caliginosus 175
 » *pennsylvanicus* 175
Heliconius 44
Heliothis obsoleta 175, 334
Hemerobius 134
Hemimerus 98
Hemiptera 84, 116, 129, 134, 307
Herse quinquemaculata 29
Heterogenea 83
Hippobosca equina 77
Holometabola 269
Homoesoma nebutella 46
Homoptera 132, 147
Hydrobius 117, 133
Hydrophilidae 129, 279
Hydrophilus 28, 50, 95, 97, 102, 104, 107, 110, 117, 122, 129, 141, 173, 174, 177, 179, 180, 182, 187, 190, 191, 227
 » *caraboides* 134
 » *piceus* 122, 182, 187, 189, 207, 220, 306
 » *spinosus* 182
Hydroporus 182
Hydrous piceus 179
Hydrovatus 182
Hyloecus pinastri 27, 324
Hylotoma rosae 191, 207
Hylotrupes 108
 » *bafulus* 107
Hymenoptera 61
Hyponomeuta 69, 103, 104
 » *malinella* 43, 71, 73
Ichneumonidae 136
Ino 174, 314
Ipidae 44
Iridomyrmex humilis 274
Isotoma 293
Jschnocera
Lachnosterna 293
Lachnus laricis 283
 » *muravensis* 283
Lakshadia mysorensis 225
Lamellicornia 117
Lampyrus 95, 134, 339
Larinus nudificans 283
Lasiocampa trifoli 191, 207
 » *quercus* 190, 191, 207
Lasius 104, 127
 » *flavus* 27, 92
Laspeyresia 122
 » *molesta* 71
Lecanium 148
 » *persicae* 282
Lepidoderma 24, 26, 27, 28, 322
Leptinotarsa 214, 292, 293
 » *deceunleata* 122, 175, 178, 288, 289
Leptomonas 233
 » *pyrrhocoris* 199, 241
Leptynia 204
Leucorrhina 190
Libellula 133, 148
 » *cancellata* 270, 274
 » *depressa* 191, 207, 215

- Limnophilus* 95, 104, 184
 » *flavicornis* 122, 175
Lina populi 197, 214
 » *tremulae* 214
Locusta 378
 » *migratoria* 71, 73, 175, 292
 » *danica* 114
Lophyrus 74
Loxostege sticticalis 335
Lucanus 176, 177, 189
Lucanus lunifer 406
Lucilia 36, 41, 69, 74, 85, 93, 95, 96, 99,
 102, 122, 135, 220, 290, 315, 329
 » *caesar* 136, 225
 » *sericata* 34, 36, 72, 101
Lycaenidae 44
Lyctus 107
Lyda 200
Lymantria 69, 104
 » *monacha* 212, 216, 218, 242
Lymexylon 106
Lyonetia clerckella 39
Lyperosia irritans 335
Lygus pabulinus 47
Lytta 95, 113, 213, 228
 » *vesicatoria* 27, 212

Machilidae 297
Macropelobia 210
Macrosiphum 78, 341
 » *pisi* 282
Macrothylacia rubi 116, 191, 207, 220
Macrotoma 108
 » *palmata* 90, 107
Magacicada 147
Malacodermata 339
Malacosoma 51, 288, 329
 » *americanum* 303
 » *castrense* 191, 207
 » *neustria* 216, 218
Mallophaga 43, 98, 99
Mantis 59, 213
 » *religiosa* 212
Megachile 188
Melanoplus 24—27, 45, 233, 238, 296
 » *differentialis* 47, 49, 71, 175,
 187, 270, 314
 » *femur rubrum* 175, 187
Melipona nigra 89
Melissobaptus 110
Melitaea 41
Meloe 191
 » *proscarabaeus* 207
Meloidae 213

Melolontha 24—28, 43, 95, 102—105,
 110, 113, 122, 135, 141, 145,
 191, 222, 224, 228, 231, 274,
 315
 » *melolontha* 103, 122, 275
 » *vulgaris* 197, 270, 313, 322
Melophagus 37
Melophorus 86
Membracidae 148, 282
Messor 34
Miastor 40, 107, 136
 » *metraloas* 76
Microcentrum retinerve 175
Microtendipes abbreviatus 210
Microtermes 130
Milionia 296, 297
Monochamus confusus 271
Mormoniella 78
Musca 65, 77, 115, 119, 200, 220
 » *domestica* 270
 » *vomitaria* 330
Muscidae 74, 101, 127
Muscina stabulans 41
Mycetabia 93, 190
Mycetophagidae 44
Myrmecocystus 86
Myrmeleon 134, 143, 270
Myrmeleonidae 132
Myzus 63, 78

Naucoris 241
Necrophorus 95—97, 103, 119, 145
Nectarophora rosae 310
Nematocera 126, 307
Nematus 99, 115, 215
Nepa 77, 145, 191, 196
 » *cinerea* 130, 207
Nepidae 75
Nepticula 112
Noctua 176, 177, 189
Noctuidae 185
Nonagria arundinis 202
Nosopsyllus 49
Notonecta 24, 93, 116, 131, 142, 241,
 303
 » *glauca* 207
Nirmus 98

Ochthebius 182
 » *quadrifollis* 182
Odonata 71
Oedipoda miniata 214
Oestrus 78, 101, 209
Operophtera brumata 73

- Ophyra* 329, 331
 * *cadaverina* 309
Orgyia 51
 * *antiqua* 272
Orphanina cantans 212
Orrhodia var. *punctatum* 41
Orthetrum 84
Orthoptera 71
Oryctes 107, 145, 174, 196, 204, 231, 314
 * *nasicornis* 311
Osmoderma 107, 132
Osmylus 134
Oxycarenus 296

Pachymerus 315
Palingenia laticauda 322
Panorpa 82
Pantophtalmus 308
Papilio 186, 337
Papilionidae 44
Paururus noctilio 60
 * *juvencus* 60
Pediculus 41
Pegomyia 41
Pemphigini 287
Pemphigus 312—314
 * *cornicularius* 313
 * *nidificus* 41
 * *utricularius* 313
Pentatomidae 26, 27
Pentotoma grisea 207
 * *matronula* 83
Pericoma 304
Perillus 214
Periplaneta 76, 77, 95, 102, 103, 110, 132, 143, 196, 204, 273, 315
 * *americana* 25, 26, 76, 84, 149, 175, 197, 290, 294
 * *orientalis* 71, 76, 270, 315
 * *australasiae* 85, 97, 117, 147
 * *fuliginosa* 174, 197
Perkinsiella 89
Perlidae 69
Phalera 24, 280
 * *bucephala* 187, 211, 216
Phanaeus vindex 50
Phasmatodea 212, 304, 306
Philaematomyia 77
Philaenus 102
 * *linealis* 111
Philetes agonus 175
Philosamia 374
 * *cynthia* 191 207
Phlebotomus 49, 92

 * *papatasu* 100, 146, 288, 290
Phormia 36, 218
 * *regina* 101
Phosphuga 122
 * *atrata* 134
Phryganea grandis 133
Phyllopertha horticola 270
Phymata pennsylvanica 136
Phymatodes 106
Physostomum 64, 98
Phytodecta 215, 241
Phytomyza 304
Pieridae 42
Pieris 104, 176—178, 186, 189, 223, 225
 * *brassicae* 23—27, 33, 41, 42 46,
 * 73, 74, 76, 107, 174, 175, 184, 190, 203, 204, 207, 212, 216, 219, 220, 223, 227, 233, 236, 322
 * *rapae* 42, 175, 204, 207, 235 274, 289
Pimelia 271
Piophilidae 182
Plagiolepis 86
Platydemus tricuspidis 109
Plea 24
Plusia 47
Polistes 126
 * *gallicus* 270, 333
 * *gallica* 23
Polypedium 210
Polychrosis botrana 70, 73
Polyphylla 95, 102, 104, 110, 122
 * *fullo* 122
Pompilidae 78
Pontania 41
Popillia 122, 129, 130, 187, 292, 297, 377, 378
 * *japonica* 47, 71, 74, 175, 292
Porthesia 227
Porthethria 104, 123
 * *dispar* 73, 179, 191, 192, 203, 207, 212, 216
Potosia cuprea 71
Priophorus 43
Pristiophora 215, 377
Procrustes 60
Prodenia 174, 192, 228, 293
 * *eridania* 177, 179, 190
Prodiamesa 210
Protoparce sexta 44
Protracheata 93
Pseudococcus 148
Pseudogenia 78, 109, 135
Pseudophonus 84, 122, 212
Psilopa petrolei 34

- Psophus stridullus* 212
Psychoda 130
Psychodidae 304
Psyllidae 82, 148, 282
Pteronotus 215
Pterostichus 84
 » *niger* 131
Ptinus 130, 291
Ptychopoda 115
Ptychoptera 92, 93, 126, 144
Pulvinaris mesemdryanthemi 200
Pupipara 342
Pyrausta 116
 » *nubilalis* 93, 114, 116, 230, 312, 335
Pyrrhocoris 174, 222, 241
 » *apterus* 197, 214, 329

Ranatra 77, 93
Reticulitermes 39
 » *lucifugus* 126
Rhagium indagator 23
Rhagoletis 36
Rhagonycha 339
Rhodnius 142, 147, 191, 292, 299
 » *prolixus* 267, 294
Rhomalea microptera 187
Rhopalosiphum 314
 » *prunifoliae* 310
Rhyphus 93, 130, 143

Sarcophaga 36
Saturnia 179, 187, 189
 » *pyri* 186, 191, 207, 218
 » *pavonia* 178, 180, 216, 218
Saturniidae 185
Schistocerca 71, 175, 230, 237, 271, 293
 » *gregaria* 195, 312
 » *paranensis* 24—26, 322
Schizoneura lanigera 214, 282
Sciara 40, 117, 142
Scobicia declivis 60
Scolytidae 41
Scymnus 90, 134
Selenia bilunaria 310
Sialis 25—27, 303, 307
Sigara lugubris 181, 308
 » *distincta* 181
 » *fossarum* 181
Silphidae 50, 122
Simulium 59, 69
Sirex 39
 » *gigas* 60
Siricidae 60

Sitophilus granarius 289, 290, 294
 » *oryzae* 289
Smerinthus 176, 177, 189
 » *ocellatus* 212, 216, 219, 228, 310
 » *populi* 216, 228
Solenobia 392
Solenopsis fagax 27
Sphingidae 44, 85
Sphinx 186
 » *ligustri* 180, 190, 212, 216, 219, 278
 » *pinastri* 178
Spilosoma 222
Stegomyia 49, 78, 126
 » *fasciata* 40, 77
Stenobothrus 84, 96, 107, 122, 131, 195
 » *morio* 264
 » *nigromaculatus* 264
 » *parallelus* 207
 » *viridis* 212
Stenopelmatus 90
Stictocephala 63
stilpnotia salicis 216
stomoxys 65, 77, 119
 » *calcitrans* 335
Stratiomyidae 304
Strepsiptera 137
Stromatium 107
Sympetrum 84
Synchironomus 210
Synchroa 108
Syritta 133
Syrphidae 304, 308
Syrphus pyrastris 135

Tabanus 65, 116
Tachardia 104
Tachinidae 101, 137
Tanymecus 267
Tanypus 179, 193, 210
Tanytarsus roseiventris 193
Telea 371
 » *polyphemus* 278, 287, 289
Tenebrio 70, 95, 102, 103, 105, 107, 122, 129, 141, 144, 199, 223, 227, 228, 235, 238, 239, 263, 274, 279, 289—293, 297—300, 315, 319, 333, 339, 343, 345
 » *molitor* 28, 68, 70, 103, 104, 110, 113, 145, 175, 190, 203, 220, 221, 225, 263, 270, 312
Tephroclystia 44
Termes 128

- Termopsis* 108, 293
Tetraneura ulmi 41
Tettigonia 77, 84, 96, 107, 131, 195
 » *viridissima* 27, 76, 212
Thais 200
Thaumetopoea 239
 » *pityocampa* 312
Theophila mandarina 185
Thrixion 117, 137, 141, 144, 204
Thysanura 129, 130, 203
Tibicen septendecim 225
Timarcha 24, 26, 27, 178, 213
Tinea 35, 71, 97, 291
 » *pellionella* 297
Tineola 69, 70, 95, 98, 99, 107, 122, 141, 150, 268, 278, 281, 287, 291, 297, 298, 306
Tineola biseliella 98, 266, 270
Tipula 179, 222, 236
 » *paludosa* 84
Tomocerus 293
Tortrix viridana 112
Toxoptera 290
Trabutina mannipara 283
Trialeurodes 285
 » *vaporarium* 270
Tribolium 60, 309
 » *confusum* 37
Trichacis 204
Trichophaga 98, 291
Trichoptera 61, 303, 306
Trigona ruficrus 89
Triphaena pronuba 213
Trogoderma 293
 » *tarsale* 270, 271
Troilus 78
Vanessa 104, 112, 116, 128—130, 176, 177, 189, 223, 233
 » *antiopa* 207, 289
 » *io* 24, 216
 » *polychloros* 47
 » *urticae* 24, 70, 73, 145, 174, 215, 236
Vespa 26, 88, 125
 » *vulgaris* 61
Xanthia 41
Xenopsylla 296, 298, 299
Xestobium rufovillosum 107
Xylobiops basilare 60
 » *sexdentatum* 60
Xylocopa 60
Xylotrypes 106
Xystrocera 107, 108
 » *globosa* 90
Zootermopsis 69, 71
 » *angusticollis* 39, 107, 293
Zophosis 271
Zygaena 310, 314
Zygina 78
Zygoptera 25, 303, 307
-

О Г Л А В Л Е Н И Е

	Стр.
Предисловие	3
Глава I. Вступление	
§ 1. Программа и содержание	7
§ 2. Литература. Тракаты и статьи общего содержания	11
Глава II. Обмен веществ	
§ 3. Вводные положения	15
§ 4. Химизм живого вещества и процессы обмена	17
Глава III. Элементарный химический состав тела насекомых	
§ 5. Вводные положения	20
§ 6. Общий обзор состава	21
§ 7. Аналитические данные	23
§ 8. Литература по элементарному химическому составу	28
Глава IV. Пищевой обмен или питание	
§ 9. Вводные положения	31
§ 10. Пищевые вещества	32
§ 11. Пищевые режимы	37
§ 12. Причины режимов	41
§ 13. Изменения режимов	46
§ 14. Зависимость строения кишечника от режима	49
§ 15. Литература по общему питанию и пищевым режимам	51
Глава V. Пищеварение	
Особенности пищеварения, прием пищи	57
§ 16. Вводные положения	—
§ 17. Введение пищи и ее механическая обработка	58
§ 18. Акт дробления пищи	60
§ 19. Акт слизывания или лакания	61
§ 20. Акт сосания	62
Химические условия пищеварения	66
§ 21. Вводные положения	—
§ 22. Знак активной реакции пищеварения	68
Переднекишечное пищеварение	74
§ 23. Функции ротовой полости, глотки и пищевода	—
§ 24. Пищеварительные функции ротовых или переднекишечных желез	75
§ 25. Аллотрофические функции ротовых желез	78
§ 26. Прочие функции ротовых желез	82
§ 27. Зобное пищеварение	84
§ 28. Консервирующее пищу действие передней кишки	86
§ 29. Функции мышечного желудка	89

	Стр.
Среднекишечное пищеварение	92
§ 30. Вводные положения	—
§ 31. Переваривание белковых веществ	94
§ 32. Переваривание склеропротеинов	97
§ 33. Переваривание крови позвоночных	99
§ 34. Переваривание углеводов	101
§ 35. Переваривание скелетных растительных полисахаридов	105
§ 36. Переваривание жиров	109
§ 37. Переваривание воска	110
§ 38. Переваривание хлорофилла и танина	111
§ 39. Окислительные ферменты	113
§ 40. Образование и выделение ферментов пищеварения	—
§ 41. Регуляция и координация ферментных действий	118
§ 42. Регуляция пищеварения у пчелы	120
§ 43. Зависимость набора и количества ферментов от пищевого ре- жима	122
§ 44. Функции перитрофических оболочек	124
§ 45. Значение линек кишечного эпителия	129
Заднекишечное пищеварение	131
§ 46. Ферментное пищеварение в задней кишке	—
§ 47. Функции ректальных желез	132
Особые формы пищеварения	133
§ 48. Внекишечное или экстраинтестинальное пищеварение	—
§ 49. Парентеральное или осмотическое питание	136
§ 50. Внутриклетное или интрацеллюлярное пищеварение	137
Всасывание	138
§ 51. Вводные положения	—
§ 52. Продукты пищеварения	140
§ 53. Всасывание в средней кишке	141
§ 54. Всасывание в кишках передней и задней	144
§ 55. Фильтровальные камеры	147
§ 56. Длительность пищеварения и всасывания	148
§ 57. Литература по пищеварению и всасыванию	150

Глава VI. Промежуточный обмен в гемолимфе

Состав и свойства гемолимфы	172
§ 58. Вводные положения	—
§ 59. Свойства гемолимфы	173
§ 60. Общий состав гемолимфы	176
§ 61. Осмотическое давление	179
§ 62. Осморегуляция	180
§ 63. Белки плазмы	184
§ 64. Специфические белки	185
§ 65. Прочие органические вещества плазмы	186
§ 66. Газы гемолимфы	189
§ 67. Свертывание гемолимфы	191
§ 68. Клеточные элементы гемолимфы	193
§ 69. Места образования гемоцитов	199
§ 70. Прочие оформленные элементы гемолимфы	201
§ 71. Фагоцитоз	—
Пигменты и энзимы	206
§ 72. Пигменты гемолимфы	—
§ 73. Хромопротеиды	208

	Стр.
§ 74. Хлорофиллоиды	211
§ 75. Липохромы или каротиноиды	213
§ 76. Желчные пигменты	215
§ 77. Половой гетерохроматизм гемолимфы	—
§ 78. Гетерохроматизм	219
§ 79. Меланоз гемолимфы	220
§ 80. Ферменты меланоза	221
§ 81. Хромогены меланинов	225
§ 82. Меланины	226
§ 83. Прочие ферменты гемолимфы	227
Иммунитет	228
§ 84. Явления иммунитета	—
§ 85. Бактерийные токсины	230
§ 86. Клеточный — фагоцитный иммунитет	231
§ 87. Гуморальный иммунитет	233
§ 88. Кариокинетоз	236
§ 89. Иммунизация	237
§ 90. Нервная регуляция иммунитета	239
§ 91. Наследственность иммунитета	240
§ 92. Выпускание и переливание гемолимфы	241
Заключение по гемолимфе	
§ 93. Обзор функций гемолимфы	242
§ 94. Литература по гемолимфе	244

Глава VII. Усвоение или ассимиляция

Особенности усвоения у насекомых	260
§ 95. Вводные положения	—
§ 96. Ферменты процессов усвоения	262
§ 97. Количество пищи	264
§ 98. Голодание	268
§ 99. Частичное голодание	271
§ 100. Расход веществ при голодании	273
§ 101. Напряжение и скорость усвоения	276
§ 102. Использование пищевой массы	278
§ 103. Неполное использование пищевых веществ	281
Водообмен	286
§ 104. Вводные положения	—
§ 105. Содержание воды	287
§ 106. Поступление воды	288
§ 107. Отдача воды	292
§ 108. Водный баланс и гигрорегуляция	297
Минеральный обмен	302
§ 109. Вводные положения	—
§ 110. Содержание неорганических элементов	303
§ 111. Поступление минеральных веществ	307
§ 112. Обязательные, облигатные элементы	308
§ 113. Искусственное введение солей	310
Жировой обмен	311
§ 114. Вводные положения	—
§ 115. Свойства жиров насекомых	—
§ 116. Образование жиров	314
§ 117. Жирообразование из белков	316
§ 118. Жирообразование из углеводов	318

	Стр.
Белковый или азотный обмен	319
§ 119. Вводные положения	—
§ 120. Содержание белков и других азотистых соединений	322
§ 121. Построение белков тела	325
Углеводный обмен и резервы	327
§ 122. Вводные положения	—
§ 123. Гликогенный обмен	328
§ 124. Обмен других углеводов	334
§ 125. Промежуточный углеводный обмен	335
§ 126. Образование хитина	336
§ 127. Резервы обмена и их локализация	337
§ 128. Первичная локализация резервов	340
§ 129. Вторичная локализация резервов	341
§ 130. Литература по усвоению	345
Указатель терминов	364
Указатель латинских терминов	369

*Печатается по постановлению
Редакционно-издательского Совета
Академии Наук СССР*

*

Технический редактор Р. С. Певзнер
Корректор Г. Н. Антик

*

РИСО АН СССР № 2872. Подписано к печати 4/XII 1948 г. Печ. л. 24+1 вклейка.
Уч.-изд. л. 34. М-19035. Тираж 2500. Зак. № 1136.

1-я Тип. изд. АН СССР. Ленинград, В. О., 9 линия, д. 12.

